Sauerstoffverbrauch, Temperaturregulation und Herzfrequenz der europäischen Spitzmäuse (Soricidae, Mammalia)

(Crocidura russula **HERMANN** 1780, Crocidura leucodon **HERMANN** 1780, Crocidura suaveolens **PALLAS** 1811, Neomys fodiens **PENNANT** 1771, Sorex araneus **LINNAEUS** 1758)

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines Doktors

der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie

der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt

von

ALFRED NAGEL

aus Stuttgart

1980

Sauerstoffverbrauch, Temperaturregulation und Herzfrequenz der europäischen Spitzmäuse (Soricidae, Mammalia)

(Crocidura russula **HERMANN** 1780, Crocidura leucodon **HERMANN** 1780, Crocidura suaveolens **PALLAS** 1811, Neomys fodiens **PENNANT** 1771, Sorex araneus **LINNAEUS** 1758)

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines Doktors

der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie

der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt

von

ALFRED NAGEL

aus Stuttgart

1980

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Tag der mündlichen Prüfung	3. 7. 1980
Dekan	Prof. Dr. W. Seyffert
1. Berichterstatter	Prof. Dr. E. Kulzer
2. Berichterstatter	Prof. Dr. F. P. Möhres

Gesamtherstellung: **aku** - Fotodruck GmbH, 8600 Bamberg

Meinen Eltern
und
Großeltern

Danksagungen

Herrn Prof. Dr. E. Kulzer danke ich für die Überlassung des Themas, für sein Interesse am Fortgang der Arbeit, seine Anregungen und die Möglichkeit, Geräte der Deutschen Forschungsgemeinschaft zu benützen.
Herrn Dr. E. Müller danke ich für die rege Diskussion, Herrn Dr. D. Jauch und Frau Beate Jauch für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548919_0032

Inhaltsverzeichnis

Seite

A) Einleitung und Fragestellung 1

B) Material und Methode 2

C) Ergebnisse

a) Körpertemperaturen bei verschiedenen Umgebungstemperaturen 5

1) Crocidura russula 5

2) Crocidura leucodon 7

3) Crocidura suaveolens 9

4) Neomys fodiens 11

5) Sorex araneus 13

b) O_2-Verbrauch bei verschiedenen Umgebungstemperaturen 17

1) Crocidura russula 17

2) Crocidura leucodon 22

3) Crocidura suaveolens 23

4) Neomys fodiens 26

5) Sorex araneus 28

c) Herzfrequenz und O_2-Puls bei verschiedenen Umgebungstemperaturen 32

1) Crocidura russula 32

2) Crocidura leucodon 40

3) Crocidura suaveolens 42

4) Neomys fodiens 45

5) Sorex araneus 48

Seite

d) EKG der Spitzmäuse 52

1) EKG der normothermen Spitzmäuse 52

2) EKG bei unterschiedlichen Körpertemperaturen 55

e) Jugendentwicklung der Temperaturregulation ... 57

1) O_2-Verbrauch und Körpertemperatur von Crocidura russula (30°C) 58

2) O_2-Verbrauch, Körpertemperatur und Herzfrequenz von Neomys fodiens (30°C) 59

3) O_2-Verbrauch, Körpertemperatur und Wachstum von Crocidura russula (20°C) 60

4) O_2-Verbrauch, Körpertemperatur, Herzfrequenz und Wachstum von Neomys fodiens (20°C) 63

D) Diskussion 66

E) Zusammenfassung/Summary 78

F) Literatur 82

A) Einleitung und Fragestellung

Unter den Spitzmäusen findet man die kleinsten homoiothermen Tiere. Das Verhältnis von Körperoberfläche zu Körpergewicht ist bei ihnen so ungünstig, daß der größte Teil der Nahrung zur Aufrechterhaltung der konstanten Körpertemperatur benötigt wird. Dies äußert sich auch in dem großen Nahrungsbedarf, der pro Tag sogar das eigene Körpergewicht übertreffen kann. Die Ansicht, wonach alle Spitzmäuse einen intensiveren Stoffwechsel als andere vergleichbar große Säugetiere haben (Pearson 1947, Morrison 1948) wurde bis vor wenigen Jahren vertreten. Eine Revision dieser Ansicht wurde jedoch notwendig, als neben Vertretern der Rotzahnspitzmäuse (Soricinae) die ersten Weißzahnspitzmäuse (Crocidurinae) untersucht wurden (Balakrishnan & Nair 1974, Dryden 1974, Fons & Sicart 1976, Vogel 1976, Nagel 1977). Bei ihnen lagen die Stoffwechselraten unerwartet niedrig. Die europäischen Crocidurinae sind darüber hinaus noch in der Lage, in energiesparende Lethargie zu verfallen (Wahlström 1928, Kusnetzov 1972, Vogel 1974, Nagel 1977, Frey 1979).

In der vorliegenden Arbeit wurde untersucht, ob die unterschiedlichen Stoffwechselreaktionen gegenüber der Umgebungstemperatur in den beiden Unterfamilien - Soricinae und Crocidurinae - Anpassungen an die Lebensräume darstellen. Als Grundlage dafür diente ein Vergleich der Stoffwechselraten, der Körpertemperaturen und der Herzfrequenz von fünf europäischen Spitzmausarten. Über die Besonderheiten des Energiehaushaltes der Weißzahnspitzmäuse sollte eine Untersuchung zur Ontogenese der Temperaturregulation bei Crocidura russula und Neomys fodiens Aufschluß geben.

B) Material und Methode

Für die Untersuchungen standen 2 Crocidura leucodon und 10 Sorex araneus aus dem Raum Tübingen, 14 Neomys fodiens aus der Umgebung von Weil der Stadt, 20 Crocidura russula aus Südfrankreich (Wildfänge) oder aus Tübingen (langjährige Zucht) sowie 5 Crocidura suaveolens aus Südfrankreich zur Verfügung. Die kleineren Arten wurden in Kunststoffkäfigen (30x21x20 cm oder 19x34x20 cm), Neomys fodiens dagegen in Aqua-Terrarien (38x87x40 cm) mit einem 1,5 l Schwimmbecken gehalten. Als Einstreu diente ein Gemisch aus feuchtem Torf und Sand; als Unterschlupf Moospolster und Rindenstücke und als Nistmaterial Heu. Die Umgebungstemperatur betrug $22^{o}\pm2^{o}$C bei natürlichem Licht-Dunkelwechsel (rel. Feuchte 50±10%). Nur für die Versuchstiere der Art Sorex araneus war eine tiefere Haltungstemperatur (15^{o}C) und ein Licht-Dunkelwechsel von 12:12 h erforderlich. Als Futter erhielten die Spitzmäuse abwechselnd Rinderherz und Mehlwürmer. Trinkwasser stand ad lib. zur Verfügung; einmal in der Woche wurde ihm das Multivitaminpräparat "Protovita" (La Roche) zugefügt. An Neomys fodiens wurden ausschließlich Eintagesküken verfüttert.

Der O_2-Verbrauch wurde in offenen Systemen gemessen (Hartmann und Braun Oxytest S und Beckman Oxygen Analyzer G_2, Meßbereich 2% O_2-Defizit). Die Registrierung erfolgte mit einem Punktdrucker (Wärmetechnik Stuttgart KG, Typ NSK) oder mit einem Circuitschreiber (Honeywell, Typ Electronic 15). In allen Versuchen mit adulten Tieren betrug der Luftdurchsatz des Meßsystems 14,25 l/h (STPD, Depocas et al. 1957); bei den Jungtieren wurde er auf 8,9 l/h (STPD) reduziert. Die Atmungsküvette befand sich in einem regelbaren Temperaturschrank (Ehret). Der O_2-Verbrauch wurde jeweils über mindestens 1 h Dauer ermittelt. Bei Umgebungstemperaturen von 15-20^{o}C betrug die Meßzeit bis zu 24 h. Die aufgeführten Werte stellen, wenn nicht besonders vermerkt, die Mittelwerte über mindestens 15 min dar. Sie wurden auf Standardbedingungen (STPD) bezogen. Die Tiere erhielten mehrere Stunden vor Beginn der Auswertung kein Futter mehr.

Zur gleichzeitigen Messung des O_2-Verbrauchs und der Herzfrequenz (EKG) wurde eine spezielle Stoffwechselküvette (Abb. 1) entwickelt. Das Versuchstier konnte sich in dem linken Teil der Meßküvette frei bewegen. Im rechten Teil hielt es mit den Seitenwänden Körperkontakt und kam dadurch zu Ruhe und Schlaf. Hier war es auch während der Lichtphase dunkel. In der Ruheküvette wurde eine Zwischenwand eingefügt, die dem Versuchstier nur eine bequeme Stellung zum Sitzen ermöglichte. Auf der Bodenplatte der Ruheküvette waren Edel-

stahlelektroden so fixiert, daß in Ruhestellung jeder Fuß auf einer anderen Elektrode stand. Auf diese Weise konnte das EKG von den Extremitäten, ohne Festlegung der Tiere und in völliger Ruhe, abgeleitet werden. Die Aufzeichnung des EKG und die Auszählung der Herzfrequenz erfolgte an einem

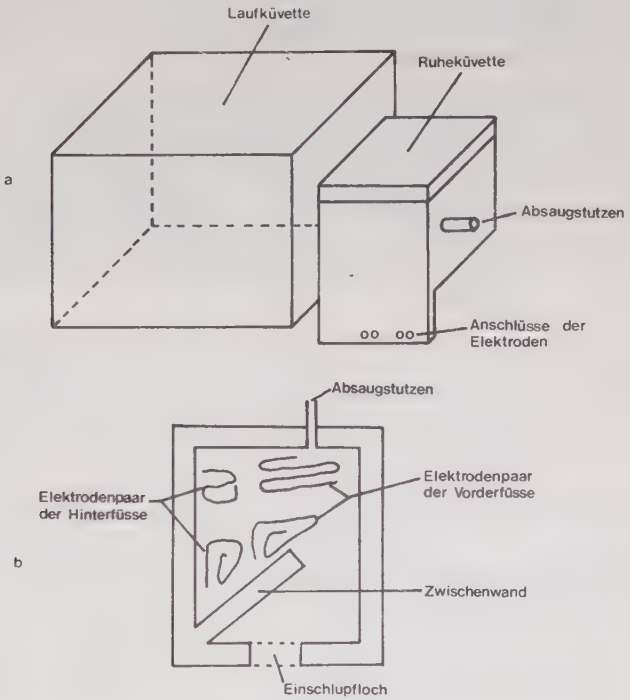

Abb. 1a Stoffwechselküvette zur gleichzeitigen Registrierung von O_2-Verbrauch und Herzfrequenz. Links: Laufteil – durchsichtig (Plexiglas); rechts: Ruheteil – abgedunkelt (Vinidur). An der Vorderseite der Ruheküvette sind die Anschlüsse für die Elektroden eingezeichnet.

1b Aufsicht auf den Boden der Ruheküvette mit den Edelstahlelektroden.

Speicheroszillographen (Tektronix 5103); entweder wurden die Signale in jeder Minute 2-4 mal eine Sekunde lang aufgezeichnet und gezählt oder auf ein Tonband (Tape Recorder 6000/673, Lennartz Elektronik, Tübingen) gespeichert und später ausgewertet. Die unterschiedliche Größe der Spitzmäuse erforderte 3 verschieden große Ruheküvetten: Bei Crocidura suaveolens 4x5x4 cm, bei Crocidura russula, Crocidura leucodon und Sorex araneus 4,5x6x4 cm und bei Neomys fodiens 7,5x6,5x5 cm. Der Laufteil der Küvette war dagegen bei allen 5 Arten gleich (12x10x6 cm).

Die Stoffwechselmessungen an Jungtieren erfolgten während der 1. bis 3. Lebenswoche stets an einem ganzen Wurf (3-4 Tiere), später an Einzeltieren. Die Jungen wurden dazu in einer 160 cm^3 fassenden Plexiglasröhre untergebracht, die noch mit Zellstoff ausgelegt war. In diesen Fällen konnten die Herzfrequenz und das EKG nur zu Beginn und am Ende eines jeden Versuchs und wiederum über eine Bodenplatte mit Edelstahlelektroden abgeleitet werden. Die Versuchsdauer betrug in den zwei gewählten Bereichen der Umgebungstemperatur je 30 min.

Die Körpertemperatur wurde rektal jeweils am Versuchsende ermittelt. Dazu wurde der Temperaturfühler des elektronischen Thermometers (Thermophil, Ultrakust, Meßgenauigkeit $\pm$ 0,2 °C) 18 mm weit in das Rektum eingeschoben. Bei den Jungtieren erfolgte die Messung durch leichtes Andrücken des Temperaturfühlers im Nacken.

Alle Gewichtsbestimmungen der Tiere bzw. Organe wurden auf einer Mettler Waage (Genauigkeit $\pm$ 1 mg) vorgenommen. Die Bestimmung der Herzgewichte erfolgte im frischen Zustand.

Die Regressionsgeraden wurden nach der Methode der kleinsten Quadrate berechnet.

Auf Besonderheiten der Methode wird an entsprechender Stelle eingegangen.

Abkürzungen: Kt = Körpertemperatur (Rektaltemperatur)
Ut = Umgebungstemperatur
KG = Körpergewicht
Hf = Herzfrequenz
OP = O_2-Puls
TNZ= Thermische Neutralzone

C) Ergebnisse

a) Körpertemperaturen bei verschiedenen Umgebungstemperaturen

Homoiotherme Tiere regulieren ihre Körpertemperaturen auch bei drastischen Veränderungen der Umgebungstemperatur relativ konstant. Die Spanne der dabei auftretenden Körpertemperaturen gibt Aufschluß über die Leistungen der verschiedenen physiologischen und physikalischen Regulationsmechanismen. In Abb. 2-10 sind die Rektaltemperaturen, die jeweils am Ende der Stoffwechselversuche (Dauer 1-24 h, Ut 2-38°C) gemessen wurden, für die verschiedenen Arten dargestellt. Die Messung erfolgte stets während der Lichtphase.

1) Crocidura russula

Die Mehrzahl der Werte (Abb. 2) liegt im Bereich von 32-37°C, jedoch treten vor allem bei Umgebungstemperaturen von 15-25°C auch wesentlich niedrigere Körpertemperaturen auf. Die Fähigkeit zur Temperaturkontrolle steht aber außer Zweifel, da Crocidura russula selbst bei 2°C Umgebungstemperatur über mehrere Stunden hinweg die Körpertemperatur konstant zu halten vermag (Normothermie). Bei Umgebungstemperaturen von 15-25°C sinkt die Körpertemperatur dagegen häufig unter 30°C ab. Im Extremfall werden dabei Körpertemperaturen um 18°C erreicht. Die Tiere geraten in Schlaflethargie, aus der sie spontan oder nach einem Wecksignal erwachen können. Eine genaue Grenze zwischen Wachzustand und Lethargie ist jedoch nicht erkennbar. Sie wird hier willkürlich bei 30°C festgelegt. Steigt die Umgebungstemperatur über 30°C, so steigt auch die Körpertemperatur über den normothermen Bereich an und nähert sich der Umgebungstemperatur. Ihre Schwankungsbreite nimmt jedoch merklich ab. Die Grenze der Regulation gegenüber den hohen Umgebungstemperaturen ist hier erreicht.

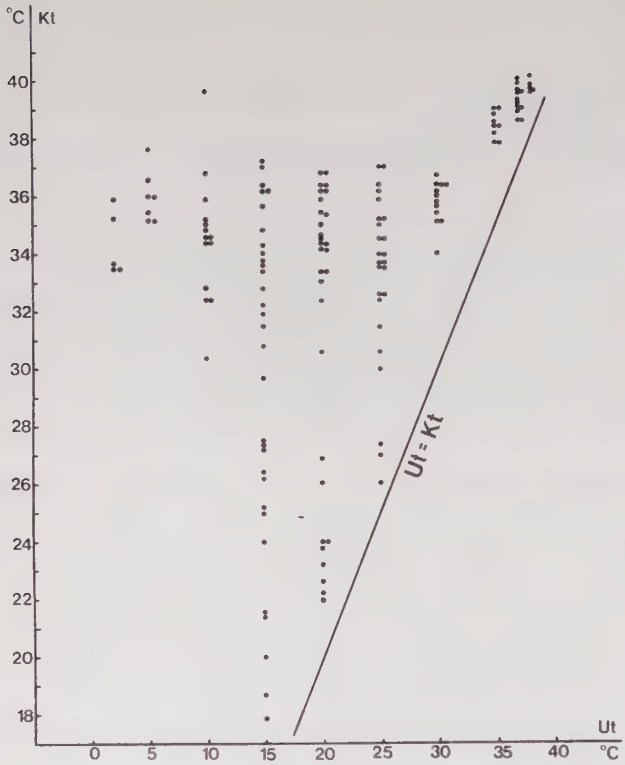

Abb. 2 Einzelwerte der Körpertemperatur von Crocidura russula bei verschiedenen Umgebungstemperaturen (2-38°C) nach jeweils 1-24 h Exposition.

Aus den Mittelwerten aller Messungen (ausgenommen die extrem niederen Körpertemperaturen der lethargischen Versuchstiere, Kt 30°C) geht die Leistungsfähigkeit des Regulationssystems noch anschaulicher hervor (Abb. 3). Während in dem großen Bereich von 2-25°C eine mittlere Körpertemperatur von 34,5 ± 1,8°C auch nach mehrstündigen Belastungen eingehalten wird, erfolgt bereits bei 30°C ein markanter An-

stieg der durchschnittlichen Körpertemperatur. Bei 38°C treten die höchsten Körpertemperaturen auf (Durchschnitt 39,8 ± 0,2°C). In keinem Fall waren die Spitzmäuse in der Lage, ihre Körpertemperatur auf Werte unter der hohen Umgebungstemperatur zu regulieren. Ihre Toleranz gegenüber den hohen Umgebungstemperaturen ist jedoch erstaunlich gut.

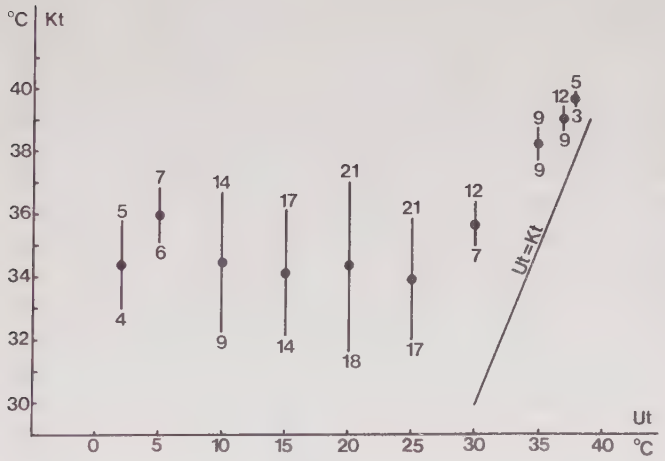

Abb. 3 Mittelwerte und Standardabweichungen der normothermen Crocidura russula bei Umgebungstemperaturen von 2-38°C; die obere Zahl bedeutet die Zahl der Versuche, die untere die der Versuchstiere.

2) Crocidura leucodon

Alle Einzelwerte sind in Abb. 4 dargestellt. Da nur 2 Versuchstiere dieser Art zur Verfügung standen, ist die Zahl

der Werte wesentlich geringer als bei Crocidura russula. Trotzdem fällt auch hier die große Variationsbreite sofort auf. Sie umfaßt nahezu den gleichen Bereich wie bei Crocidura russula. Nur bei Umgebungstemperaturen von 10-25°C finden sich Körpertemperaturen lethargischer Tiere (Kt 30°C; im Extremfall 20,5°C). Ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen Umgebungstemperatur und den ermittelten Lethargie-

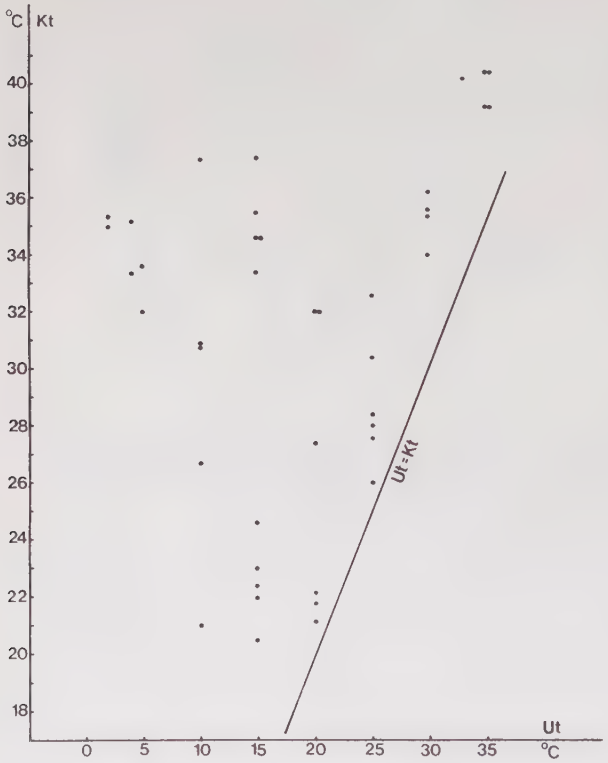

Abb. 4 Einzelwerte der Körpertemperatur von Crocidura leucodon bei Umgebungstemperaturen von 2-35°C nach jeweils 1-24 h Exposition.

temperaturen läßt sich jedoch auch bei Crocidura leucodon nicht erkennen. Steigt die Umgebungstemperatur über 30°C, so steigt die Körpertemperatur von Crocidura leucodon sehr viel stärker an als bei Crocidura russula. Schon bei 35°C Umgebungstemperatur erreicht sie 40°C. Die Körpertemperatur von Crocidura leucodon beträgt im normothermen Bereich durchschnittlich 34,2 ± 1,6°C. Auch hier bleiben die während der Lethargie ermittelten Werte unter 30°C Körpertemperatur unberücksichtigt.

3) Crocidura suaveolens

Alle Einzelwerte sind in Abb. 5 dargestellt. Es ergibt sich ein ähnliches Bild wie bei den beiden anderen Arten der Weißzahnspitzmäuse. Der normotherme Bereich der Körpertemperatur reicht bei Crocidura suaveolens ebenfalls von 32-37°C. Lethargie tritt bei Umgebungstemperaturen zwischen 10-25°C auf. Die tiefste gefundene Körpertemperatur beträgt 21,6°C. Eine direkte Beziehung zwischen Lethargietemperatur und Umgebungstemperatur gibt es auch bei Crocidura suaveolens nicht. Bei Umgebungstemperaturen über 30°C steigt die Körpertemperatur über den normothermen Bereich an.

Die Mittelwerte der Körpertemperatur sind in Abb. 6 dargestellt. Ohne Berücksichtigung der lethargischen Tiere ergibt sich eine durchschnittliche Körpertemperatur von 34,8 ± 1,3°C. Die ermittelten Werte entsprechen denen von Crocidura russula, so daß man für beide Arten gleiche durchschnittliche Körpertemperaturen annehmen kann.

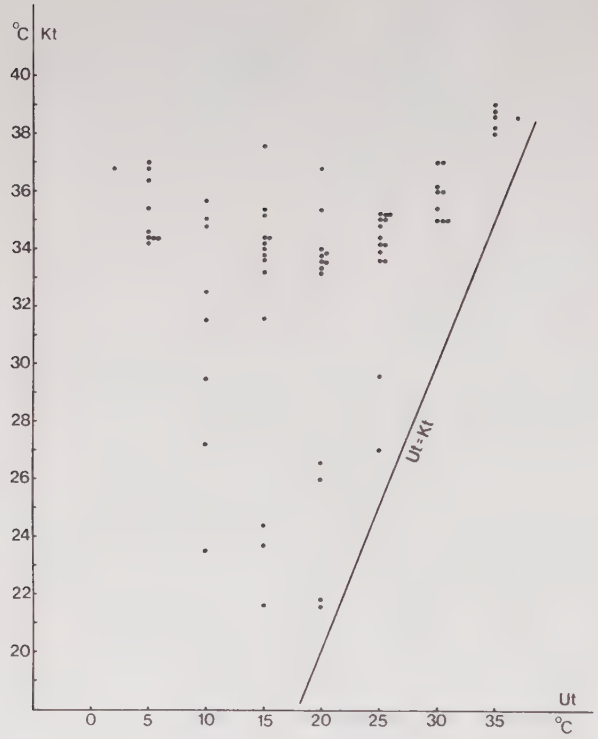

Abb. 5 Einzelwerte der Körpertemperatur von Crocidura suaveolens bei Umgebungstemperaturen von 2-37 °C nach jeweils 1-24 h Exposition.

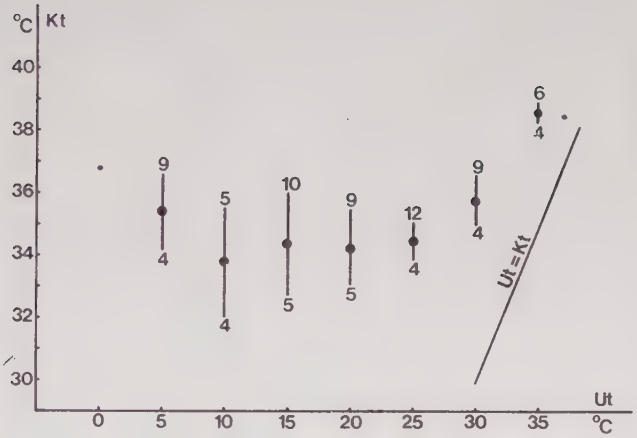

Abb. 6 Mittelwerte und Standardabweichungen der Körpertemperatur von Crocidura suaveolens bei Umgebungstemperaturen von 2-37°C; die obere Zahl bedeutet die Zahl der Versuche, die untere die der Versuchstiere.

4) Neomys fodiens

Die Einzelwerte der Körpertemperatur von Neomys fodiens sind in Abb. 7 dargestellt. Im Vergleich zu den vorausgehenden Arten fällt die geringe Variation auf. Sie beträgt von 2-25°C Umgebungstemperatur nur etwa 2°C (36-38°C). Erst bei Umgebungstemperaturen über 30°C steigt die Körpertemperatur an und erreicht bei 35°C bereits 40°C. Der Anstieg der Körpertemperatur auf 42°C führte in diesem Fall zu einer irreversiblen Hitzeschädigung (Hitzetod) des Versuchstieres. Lethargische Zustände konnten bei Neomys fodiens niemals beobachtet werden.

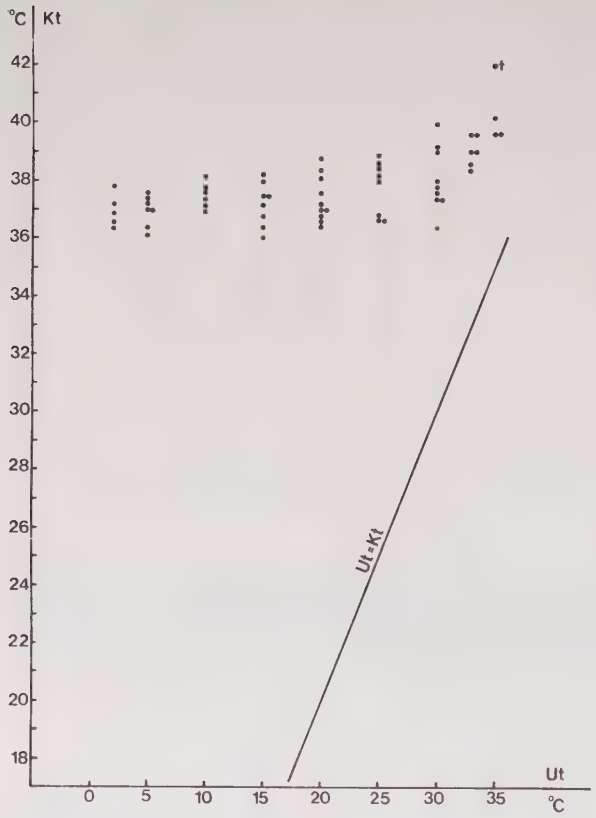

Abb. 7 Einzelwerte der Körpertemperatur von Neomys fodiens bei Umgebungstemperaturen von 2-35 °C, nach jeweils 1-6 h Exposition.

Die Mittelwerte (Abb. 8) ergeben im Bereich von 2-25°C eine durchschnittliche Körpertemperatur von 37,3 ± 0,7°C. Bei 35°C steigt die durchschnittliche Körpertemperatur auf 39,8°C an. Neomys fodiens besitzt somit eine relativ konstante Körpertemperatur, die außerdem höher liegt als bei den schon besprochenen Crocidurinae.

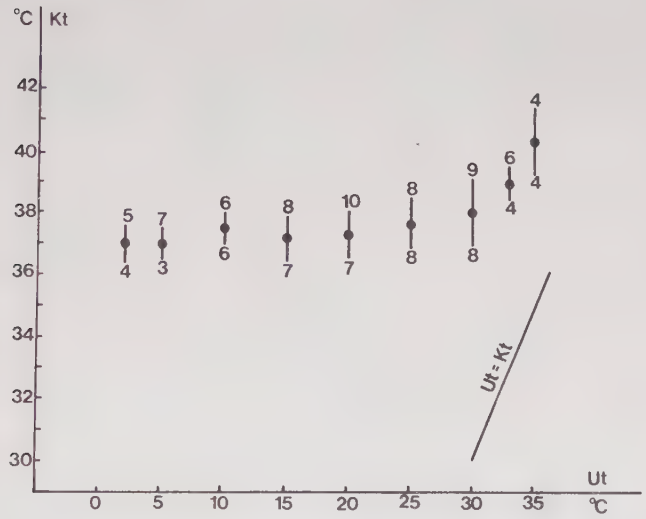

Abb. 8 Mittelwerte und Standardabweichungen der Körpertemperatur von Neomys fodiens bei Umgebungstemperaturen von 2-35°C; die obere Zahl bedeutet die Zahl der Versuche, die untere die der Versuchstiere.

5) Sorex araneus

Die Einzelwerte der Körpertemperatur sind in Abb. 9 dargestellt. Wie bei Neomys fodiens ist die Variationsbreite der Körpertemperatur bei Sorex araneus nur gering. Sie

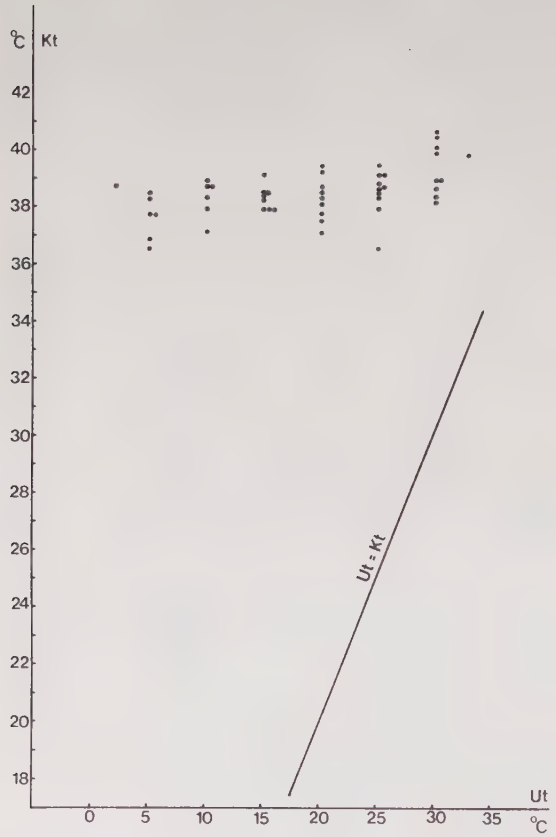

Abb. 9 Einzelwerte der Körpertemperatur von Sorex araneus bei Umgebungstemperaturen von 2-33°C nach jeweils 1-4 h Exposition. Der Einzelwert bei 33°C wurde nach einer Versuchsdauer von 15 min ermittelt.

reicht von 37-39,5°C bei Umgebungstemperaturen zwischen 5-25°C und liegt damit um 1°C höher als bei Neomys fodiens. Schon bei 30°C Umgebungstemperatur steigt die Körpertemperatur deutlich an (teilweise über 40°C). Lethargie mit tiefer Körpertemperatur wurde bei Sorex araneus nie beobachtet.

Die Mittelwerte (Abb. 10) ergeben für normotherme Sorex araneus im Bereich von 2-25°C eine durchschnittliche Körpertemperatur von 38,3 ± 0,7°C. Bei 30°C steigt die mittlere Körpertemperatur auf 39,4°C an. Damit hat Sorex araneus von allen untersuchten Arten die höchste durchschnittliche Körpertemperatur; sie reagiert auch gegen Hitzebelastung am empfindlichsten von allen Arten.

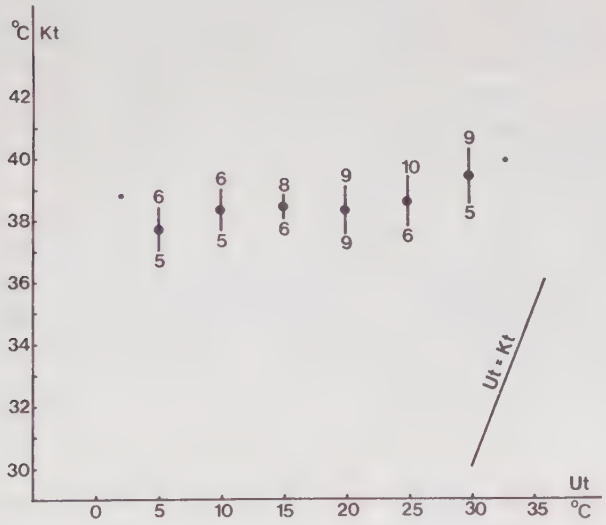

Abb. 10 Mittelwerte und Standardabweichungen der Körpertemperatur von Sorex araneus bei Umgebungstemperaturen von 2-33°C; die obere Zahl bedeutet die Zahl der Versuche, die untere die der Versuchstiere.

Zusammenfassung

Alle 3 Arten der Weißzahnspitzmäuse (Crocidurinae) zeigen eine große Variationsbreite der Körpertemperatur. Der normotherme Bereich reicht von 32-37°C; die durchschnittliche Körpertemperatur schwankt dabei zwischen 34,2-34,8°C. Bei Umgebungstemperaturen von 10-25°C treten Lethargiezustände auf, während derer die Körpertemperaturen bis auf 18°C absinken können. Die Crocidurinae besitzen eine große Toleranz gegenüber hohen Umgebungstemperaturen. Eine wesentlich präzisere Regulation zeigen dagegen die Arten Neomys fodiens (mittlere Körpertemperatur 37,3°C) und Sorex araneus (mittlere Körpertemperatur 38,3°C). Letztere besitzt nur eine geringe Toleranz gegenüber hohen Umgebungstemperaturen. Crocidura russula und Crocidura suaveolens ertragen dagegen Umgebungstemperaturen nahe 38°C mindestens eine Stunde lang ohne Schaden. Lethargien wurden ausschließlich bei den Crocidurinae beobachtet. Die tiefste gemessene Körpertemperatur betrug 17,9°C.

b) O_2-Verbrauch bei verschiedenen Umgebungstemperaturen

Um Aufschluß über die Beziehung des Stoffwechsels zur Umgebungstemperatur zu erhalten, wurde der O_2-Verbrauch bei verschiedenen Temperaturstufen ermittelt. Da ein Teil der Meßküvette (Ruheküvette) gleichzeitig als Schlafplatz für die Tiere diente, war sichergestellt, daß der O_2-Verbrauch wirklich an ruhenden und nicht erregten Tieren gemessen wurde. Die Registrierung erfolgte über mindestens 1 Stunde; bei Umgebungstemperaturen von 15-25°C bis zu 24 Stunden. Die Berechnung des O_2-Verbrauchs erfolgte stets aus den Mittelwerten von mindestens 15 1-Minutenwerten. Zur Berechnung des gewichtsspezifischen Erwartungswertes wurde als Kalorisches Äquivalent 4,485 cal/ml O_2 (Eiweißverbrennung) nach Aschoff 1971 herangezogen.

1) Crocidura russula

Alle Einzelwerte für normotherme und lethargische Tiere sind in Abb. 11 dargestellt. Die große Variationsbreite der Werte geht einerseits auf die große Spanne der Körpergewichte, andererseits auf die unterschiedlichen Körpertemperaturen zurück. In Abb. 12 ist aus diesem Grunde der O_2-Verbrauch von normothermen Tieren (Körpertemperatur 33,4-35,6°C) in Beziehung zum Körpergewicht dargestellt (15°C Umgebungstemperatur). Es ergibt sich hier eine Beziehung zwischen O_2-Verbrauch und Körpergewicht nach der Gleichung:

$$y = 1{,}64 \times KG^{-0{,}894} \qquad \text{(Körpergewicht in g)}$$

Der O_2-Verbrauch steigt danach von 4,1 ml O_2/gh (14,2 g) auf 6,7 ml O_2/gh (8,1 g), was einer Steigerung um 63% entspricht.

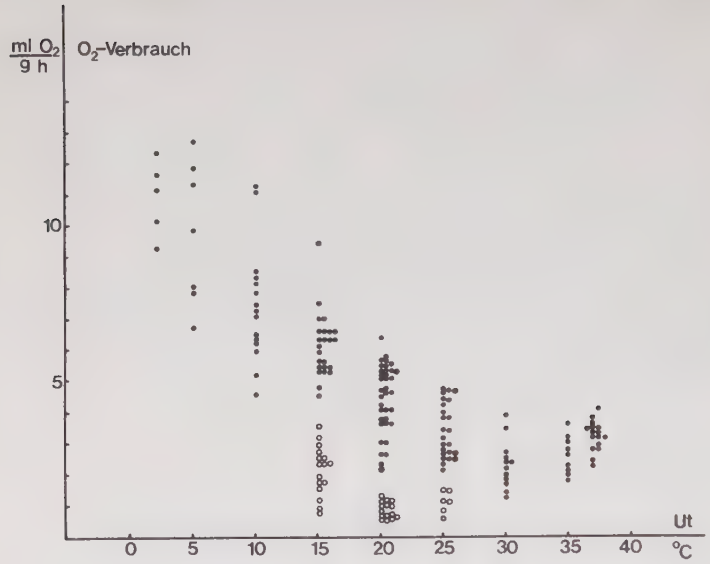

Abb. 11 O_2-Verbrauch von Crocidura russula (Einzelwerte) bei Umgebungstemperaturen von 2-38°C nach jeweils 1-24 h Exposition. ● = normotherm, o = lethargisch.

In Abb. 13 ist die Abhängigkeit des O_2-Verbrauchs von der Körpertemperatur dargestellt. Im normothermen Bereich (Körpertemperatur über 30°C) ergibt sich eine Regressionsgerade mit der Gleichung:

$$y = -10,08 + 0,476 \times Kt \quad \text{(Korrelationskoeff. = 0,74)}$$

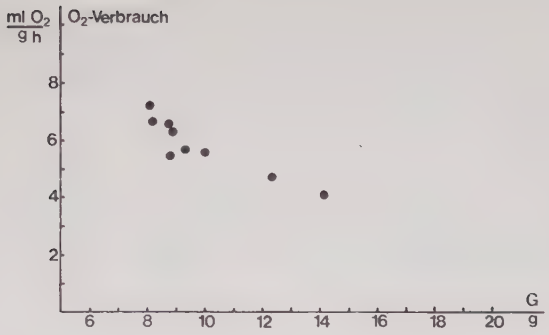

Abb. 12 O_2-Verbrauch von Crocidura russula (Einzelwerte) in Beziehung zum Körpergewicht (Umgebungstemperatur 15°C; Körpertemperatur 33,4-35,6°C).

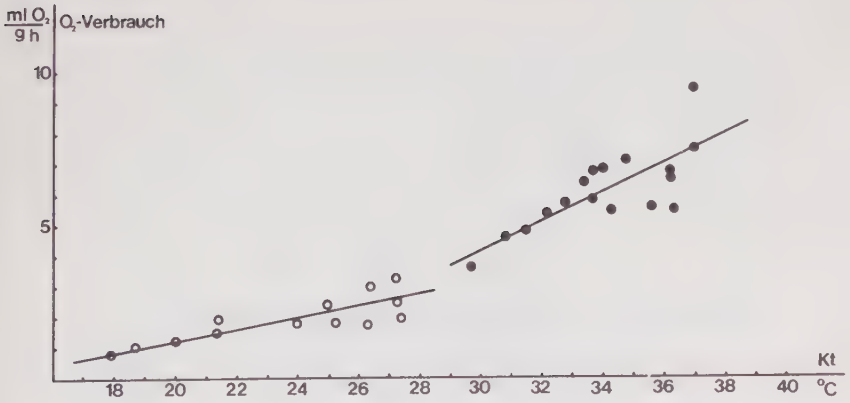

Abb. 13 O_2-Verbrauch von Crocidura russula (Einzelwerte) in Beziehung zur Körpertemperatur (Umgebungstemperatur 15°C; Gewicht der Versuchstiere 8-11 g). ● = normotherm, o = lethargisch.

Im Lethargiebereich lautet die Gleichung:

$$y = -2{,}62 + 0{,}193 \times Kt \quad \text{(Korrelationskoeff. = 0,85)}$$

Der O_2-Verbrauch steigt demnach im Lethargiebereich viel langsamer als unter normothermen Bedingungen.

In Abb. 14 sind die Mittelwerte und Standardabweichungen des O_2-Verbrauchs für die einzelnen Temperaturstufen bei normothermen und lethargischen Tieren dargestellt. Danach

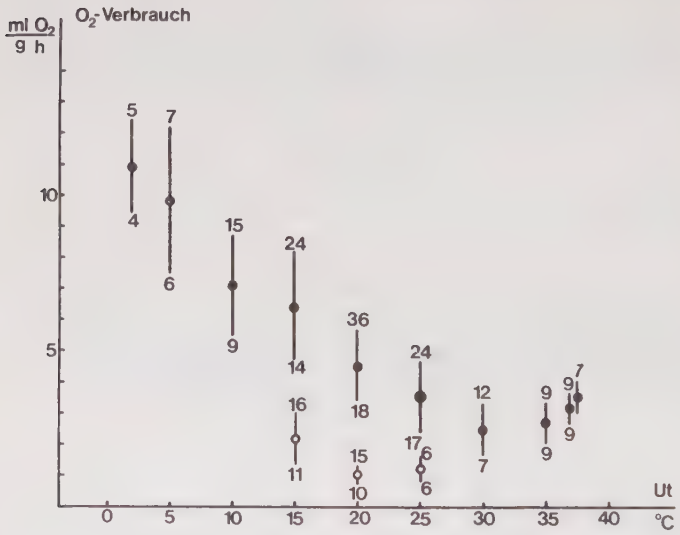

Abb. 14 Mittelwerte und Standardabweichungen des O_2-Verbrauchs von Crocidura russula bei Umgebungstemperaturen von 2-38°C nach jeweils 1-24 h Exposition. ● = normotherm, o = lethargisch.

liegt bei den normothermen Spitzmäusen der Bereich der geringsten Stoffwechselintensität bei 30°C Umgebungstemperatur. Der O_2-Verbrauch beträgt hier nur 2,45 ml/gh. Er liegt etwa 10% über dem gewichtsspezifischen Erwartungswert nach der Formel von Kleiber (1967). Die kritischen Umgebungstemperaturen liegen zwischen 30-25°C bzw. 30-35°C. Zwischen 30 und 35°C unterscheiden sich die Durchschnittswerte allerdings kaum.

Unterhalb der unteren kritischen Temperatur können Wärmeverluste nicht mehr durch physikalische Regulation ausgeglichen, sondern müssen durch eine entsprechende Steigerung der Wärmeproduktion wett gemacht werden. Der Anstieg des O_2-Verbrauchs ist deshalb auch ein Maß für die thermische Isolation des Körpers. Bei den normothermen Crocidura russula erfolgt dieser Anstieg nach der Gleichung:

$$y = 10{,}58 - 0{,}285 \times Ut \qquad \text{(Korrelationskoeff. = 0,86)}$$

Der durchschnittliche O_2-Verbrauch bei 2°C Umgebungstemperatur beträgt demnach 10,0 ml/gh; er liegt 4 mal höher als der Basalstoffwechsel. Die Steigung der Regressionsgeraden (bei abnehmenden Umgebungstemperaturen und konstanter Körpertemperatur) entspricht der "minimal thermal conductance". Sie beträgt:

$$0{,}285 \text{ ml } O_2/gh^{\circ}C$$

Dies sind 14% weniger als der gewichtsspezifische Erwartungswert nach der Formel von Herreid & Kessel 1967 ($ml\ O_2/gh^{\circ}C = 1{,}02 \times KG^{-0{,}505}$). Der Übergang zur Lethargie führt zu einer erheblichen Erniedrigung des O_2-Verbrauchs. Die geringsten Werte liegen stets bei 20°C Umgebungstemperatur. Der durchschnittliche O_2-Verbrauch beträgt hier nur 0,9 ml/gh. Im Vergleich zu den normothermen Tieren

entspricht dies bei gleicher Umgebungstemperatur (Ut 20°C) einer Reduktion um 80%. Bei 15°C beträgt die Reduktion nur noch 67% und bei 25°C 65%.

2) Crocidura leucodon

In Abb. 15 sind alle Einzelwerte für Crocidura leucodon dargestellt. Trotz der im Vergleich zu Crocidura russula

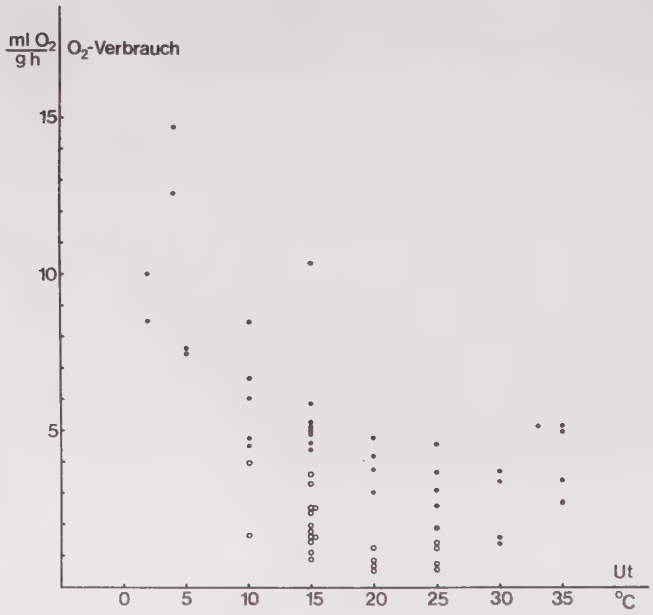

Abb. 15 O_2-Verbrauch von Crocidura leucodon (Einzelwerte) bei Umgebungstemperaturen von 2–35°C nach jeweils 1–24 h Exposition. ● = normotherm, o = lethargisch.

geringen Anzahl von Meßwerten fällt auch hier wieder die große Schwankungsbreite auf. Im Gegensatz zu Crocidura russula wurde Crocidura leucodon auch noch bei 10°C Umgebungstemperatur zweimal in Lethargie beobachtet.

Nach der Berechnung der Mittelwerte liegt die Thermische Neutralzone auch hier bei 30°C. Der Minimalstoffwechsel beträgt 2,55 ml O_2/gh. Er befindet sich 19% über dem gewichtsspezifischen Erwartungswert nach Kleiber (2,15 ml O_2/gh). Die kritischen Umgebungstemperaturen liegen ebenfalls in dem gleichen Bereich wie bei Crocidura russula. Unterhalb 30°C steigt auch der Stoffwechsel mit ähnlicher Intensität an. Bei den lethargischen Tieren stellt sich der niedrigste O_2-Verbrauch bei 20°C ein (0,8 ml/gh). Die Reduktion beträgt somit auch hier annähernd 80%. Bei noch weiter fallenden oder steigenden Umgebungstemperaturen ist die Reduktion des O_2-Verbrauchs geringer. Sie beträgt bei 15°C 62% und bei 25°C 67% des entsprechenden Mittelwertes von normothermen Tieren.

3) Crocidura suaveolens

In Abb. 16 sind alle Einzelwerte der normothermen und lethargischen Tiere eingezeichnet. Auch hier läßt sich die große Schwankungsbreite wie bei Crocidura russula auf die unterschiedlichen Körpergewichte bzw. Körpertemperaturen zurückführen. Wie bei Crocidura leucodon tritt Lethargie auch noch bei 10°C auf.

Aus der Berechnung der Mittelwerte (Abb. 17) ergibt sich eine Thermische Neutralzone um 30°C. Der Minimalstoffwechsel beträgt 2,81 ml O_2/gh; er liegt um 19% über dem Erwartungswert (2,35 ml O_2/gh). Auch Crocidura suaveolens reagiert auf eine Erniedrigung der Umgebungstemperatur mit einem

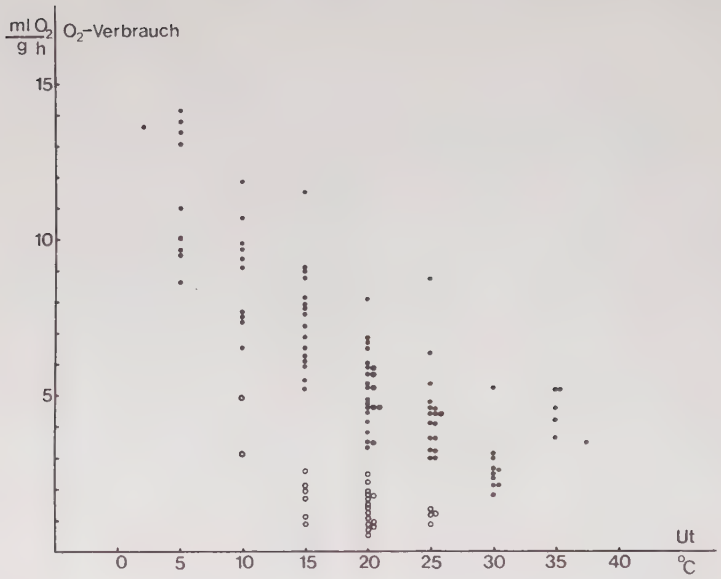

Abb. 16 O_2-Verbrauch von Crocidura suaveolens (Einzelwerte) bei Umgebungstemperaturen von 2-37 °C nach jeweils 1-24 h Exposition. ● = normotherm, o = lethargisch.

heftigen Anstieg des O_2-Verbrauchs. Die Gleichung der Regressionsgeraden unterhalb 30°C lautet:

$$y = 12{,}59 - 0{,}348 \times Kt \qquad \text{(Korrelationskoeff. = 0,89)}$$

Die Steigung der Regressionsgeraden (minimal thermal conductance) beträgt:

$$0{,}348 \text{ ml } O_2/\text{gh}^{\circ}\text{C}$$

Gegenüber dem Erwartungswert (0,368 ml O_2/gh°C) nach der Formel von Herreid & Kessel (1967) liegt eine Erniedrigung um etwa 7% vor.

Im Lethargiebereich stellt sich der tiefste durchschnittliche O_2-Verbrauch bei 25°C ein (1,2 ml O_2/gh). Dies entspricht einer Stoffwechselreduktion von 71%. Entsprechend den hohen Stoffwechselwerten der normothermen Tiere bei 20°C

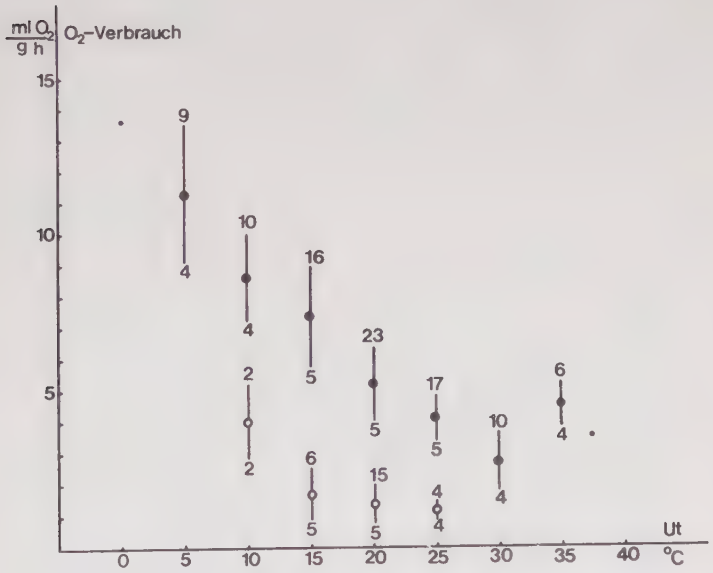

Abb. 17 Mittelwerte und Standardabweichungen des O_2-Verbrauchs von Crocidura suaveolens bei Umgebungstemperaturen von 2-37°C nach jeweils 1-24 h Exposition. ● = normotherm, o = lethargisch.

und 15°C liegt im lethargischen Bereich eine Reduktion von 74 bzw. 77% vor. Crocidura suaveolens zeigt somit annähernd die gleichen Verhältnisse wie die beiden anderen Arten der Crocidurinae.

4) Neomys fodiens

Im Vergleich zu den Crocidurinae ist die Variationsbreite der Einzelwerte (Abb. 18) wesentlich geringer. Dieses Ergebnis deckt sich gut mit den Messungen der Körpertemperatur. Nicht auszuschließen ist auch hier eine Beziehung zur Körpergröße (Gewicht der Versuchstiere 12-21 g). Die Berechnung der Mittelwerte (Abb. 19) ergab eine minimale Stoffwechselintensität bei 30°C Umgebungstemperatur. Die geringen Unterschiede der Mittelwerte bei 35, 25 und 20°C Umgebungs-

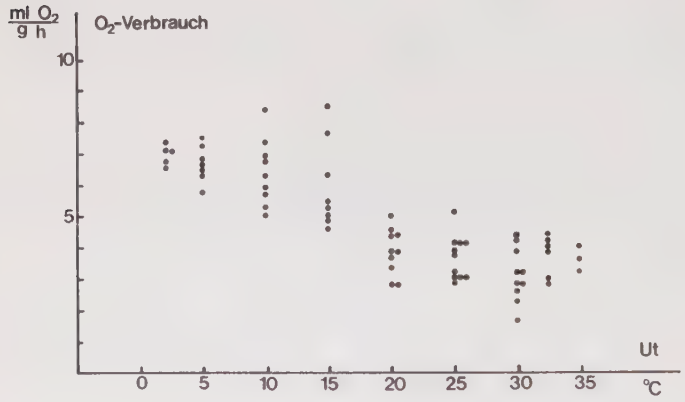

Abb. 18 O_2-Verbrauch (Einzelwerte) von Neomys fodiens bei Umgebungstemperaturen von 2-35°C nach jeweils 1-6 h Exposition.

temperatur gegenüber dem Minimalwert lassen eine sehr breite Thermische Neutralzone vermuten. Der Minimalstoffwechsel beträgt 3,22 ml O_2/gh; er liegt um 70% über dem Erwartungswert (1,9 ml O_2/gh). Sinkt die Umgebungstemperatur unter 20°C, so steigt der O_2-Verbrauch bei 15°C zunächst stark, dann aber nur noch geringfügig an. Bei 2°C beträgt der O_2-Verbrauch nur das 2,2 fache des Minimalwertes. Die Gleichung der Regressionsgeraden unterhalb 30°C lautet:

$$y = 7{,}72 - 0{,}165 \times Ut \quad \text{(Korrelationskoeff. = 0,72)}$$

Die "minimal thermal conductance" beträgt demnach:

$$0{,}165 \text{ ml } O_2/\text{gh}^{\circ}\text{C}$$

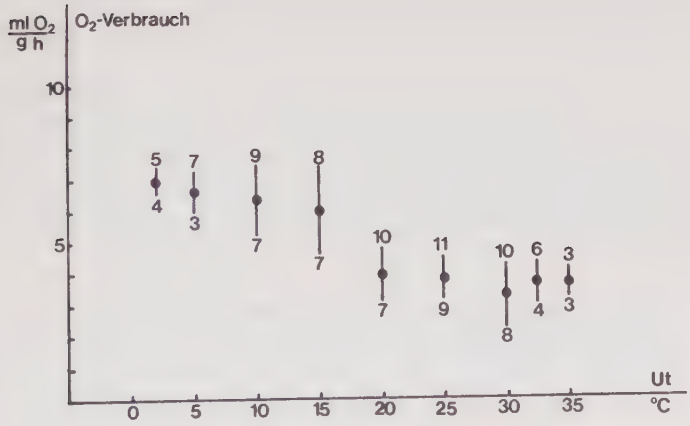

Abb. 19 Mittelwerte und Standardabweichungen des O_2-Verbrauchs von Neomys fodiens bei Umgebungstemperaturen von 2-35°C nach jeweils 1-6 h Exposition.

Dieser Wert liegt um 47% unter dem gewichtsspezifischen Erwartungswert (0,243 ml O_2/gh°C). Die Neigung der Geraden ist somit wesentlich geringer als bei den Crocidurinae. Die Ursache hierfür könnte einerseits die größere Körpermasse andererseits aber auch das dichtere und besser isolierende Fell sein. Eine teilweise Auskühlung der Peripherie ist ebenfalls möglich. Bei steigender Umgebungstemperatur (35°C) ist der O_2-Verbrauch nur wenig erhöht. Er liegt knapp über dem Wert in der Thermischen Neutralzone. Das Verhalten und Aussehen der Tiere deutet jedoch bereits auf Hitzestress hin (Verkleben des Fells).

5) Sorex araneus

In Abb. 20 sind die ermittelten Einzelwerte dargestellt. Wiederum ist eine große Variation erkennbar, die sich durch eine entsprechende Schwankungsbreite des Körpergewichts erklären läßt (6-14 g).

Nur 2 Meßwerte (1 Versuchstier) liegen bei 30°C Umgebungstemperatur weit unter dem Durchschnitt. Diese Spitzmaus geriet zweimal in Hitzelethargie, die durch eine vollständige Erschlaffung der Skelettmuskulatur gekennzeichnet ist. Dabei lag auch die Körpertemperatur unter der Durchschnittstemperatur (vergl. Abb. 9). Es ist möglich, daß hier eine Notreaktion zum Schutz vor tödlicher Überhitzung vorliegt. Die Spitzmaus hat die beiden Versuche gut überstanden.

Nach der Berechnung der Mittelwerte (Abb. 21) liegt der niedrigste O_2-Verbrauch bei 20°C. Er beträgt 7,43 ml/gh und liegt somit um 230% über dem gewichtsspezifischen Erwartungswert (2,26 ml O_2/gh). Die Erhöhung der Umgebungstemperatur auf 25°C führt bereits zu einem rapiden Anstieg im O_2-Verbrauch, der sich bei 30°C noch weiter fortsetzt. Sinkt die Umgebungstemperatur unter 20°C, so steigt der O_2-Verbrauch an. Er erreicht bei 5°C jedoch nur das 1,5 fache des Minimalwertes. Die Regressionsgerade unterhalb von 20°C läßt sich

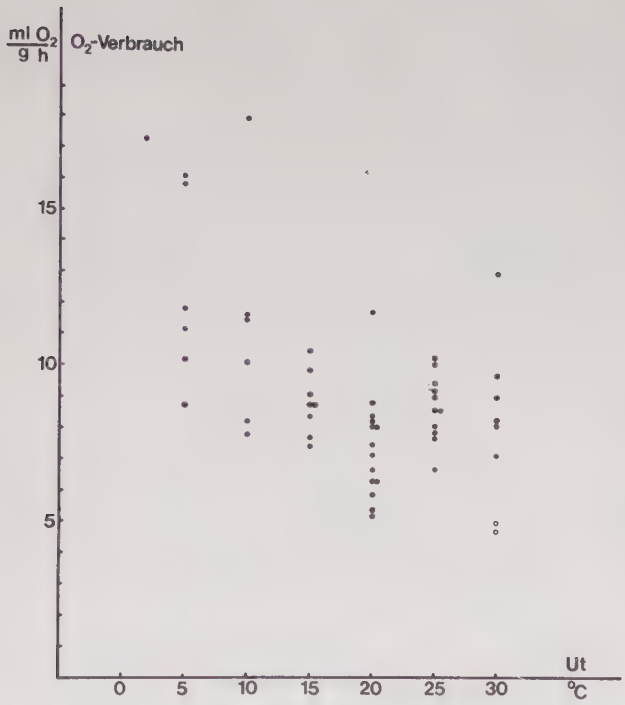

Abb. 20 O_2-Verbrauch (Einzelwerte) von Sorex araneus bei Umgebungstemperaturen von 2-30°C nach jeweils 1-4 h Exposition. ● = normotherm, o = hitzelethargisch.

durch folgende Gleichung ausdrücken:

$$y = 14,9 - 0,382 \times Kt \quad \text{(Korrelationskoeff. = 0,70)}$$

Die "minimal thermal conductance" beträgt demnach:

$$0,382 \text{ ml } O_2/gh^{\circ}C$$

Dieser Wert liegt um 12% über dem Erwartungswert (0,342 ml O_2/gh°C).

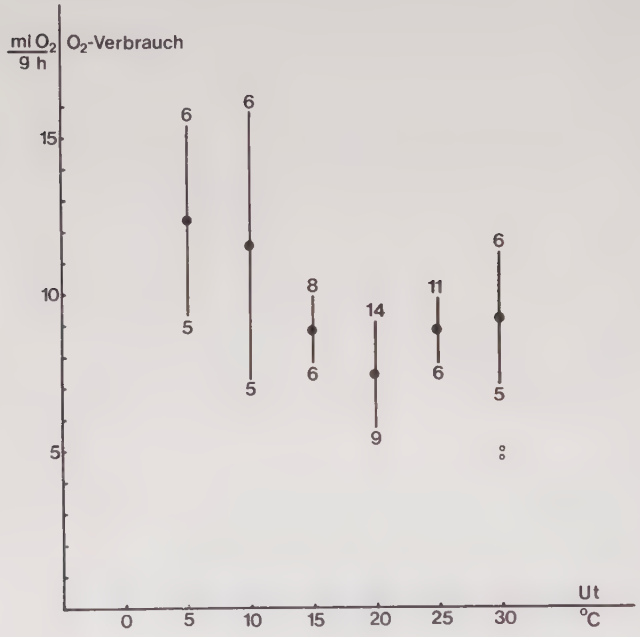

Abb. 21 Mittelwerte und Standardabweichungen des O_2-Verbrauchs von Sorex araneus bei Umgebungstemperaturen von 5-30°C nach jeweils 1-4 h Exposition. ● = normotherm, o = hitzelethargisch.

Zusammenfassung

Die Thermische Neutralzone aller 3 Vertreter der Crocidurinae befindet sich bei 30°C. Ihr Minimalstoffwechsel liegt um 10-19% über dem Erwartungswert nach Kleiber (1967). Ihre Körpertemperaturen schwanken im normothermen Bereich von 32-37°C. Neomys fodiens besitzt eine durchschnittliche Körpertemperatur von 37,3°C und eine überraschend breite Thermische Neutralzone (20-35°C). Der Minimalstoffwechsel liegt etwa 70% über dem Erwartungswert. Sorex araneus zeigt die höchste durchschnittliche Körpertemperatur (38,3°C) und die tiefste Thermische Neutralzone (20°C). Ihr Minimalstoffwechsel übertrifft den aller anderen Arten; er ist um 230% höher als der gewichtsspezifische Erwartungswert. Die "minimal thermal conductance" weicht, mit Ausnahme von Neomys fodiens, von den gewichtsspezifischen Erwartungswerten nur wenig ab. Die während der Lethargie (Crocidurinae) ermittelten Stoffwechselwerte zeigen bei 20°C Umgebungstempertaur eine durchschnittliche Reduktion des O_2-Verbrauchs um 70-80%.

c) Herzfrequenz und O_2-Puls bei verschiedenen Umgebungstemperaturen

Bei vielen Kleinsäugern zeigt die Herzfrequenz eine Beziehung zum O_2-Transport in den Geweben. Gelingt eine gleichzeitige Registrierung von O_2-Verbrauch und Herzfrequenz, so läßt sich daraus der O_2-Puls berechnen, der ein Maß für die pro Herzschlag transportierte O_2-Menge ist. In den folgenden Versuchen wurde deshalb neben dem O_2-Verbrauch auch die Herzfrequenz (durch EKG Ableitung) bei Umgebungstemperaturen von 2-38°C gemessen. Die minimale Herzfrequenz wurde bestimmt und mit dem gewichtsspezifischen Erwartungswert nach der Formel von Wang & Hudson (1971) verglichen ($HR = 816 \times W^{-0,25}$; HR = Hf, W = KG).

1) Crocidura russula

Der großen Variationsbreite des O_2-Verbrauchs entsprechend ist auch die Schwankungsbreite der Herzfrequenz sehr groß (Abb. 22). Bei den normothermen Spitzmäusen beträgt der tiefste durchschnittliche Wert in der Thermischen Neutralzone 443/min (Abb. 23); er liegt um 5% unter dem gewichtsspezifischen Erwartungswert (465/min). Bei höheren Umgebungstemperaturen steigt die Herzfrequenz nur langsam an. Eine Erniedrigung der Umgebungstemperatur auf 2°C führt dagegen zu einem Anstieg der Herzfrequenz auf 828/min; dies bedeutet gegenüber dem Minimalwert fast eine Verdopplung.

Bei den lethargischen Spitzmäusen sind auch die Durchschnittswerte der Herzfrequenz sehr niedrig. Bei 20°C (147/min), beträgt die Reduktion der Herzfrequenz gegenüber dem Durchschnittswert der normothermen Tiere sogar 76%. In gleichem Ausmaß ist auch der O_2-Verbrauch erniedrigt. Die geringste Herzfrequenz während der Lethargie beträgt nur 78 Schläge/min (Abb. 22, Ut 20°C).

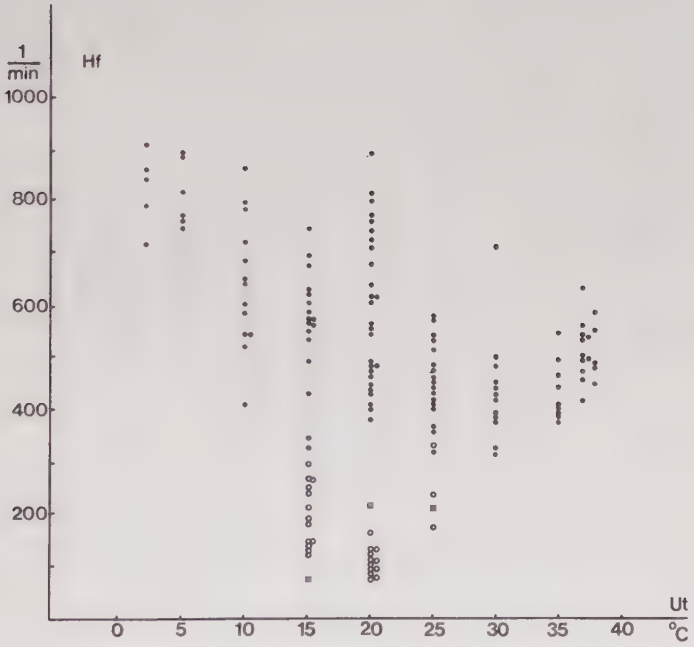

Abb. 22 Herzfrequenz von Crocidura russula (Einzelwerte) bei Umgebungstemperaturen von 2-38°C nach jeweils 1-24 h Exposition. ● = normotherm, o = lethargisch.

Der O_2-Puls (Abb. 24) der normothermen und lethargischen Tiere unterscheidet sich in dem Temperaturbereich von 20-38°C kaum. Dies steht im Zusammenhang mit der gleichzeitigen Abnahme des O_2-Verbrauchs und der Herzfrequenz während der Lethargie. Bei einem Rückgang der Umgebungstemperatur von 20 auf 10°C verdoppelt sich der O_2-Puls annähernd. Bei noch

Abb. 23 Mittelwerte und Standardabweichungen der Herzfrequenz von Crocidura russula bei Umgebungstemperaturen von 2-38°C nach jeweils 1-24 h Exposition. ● = normotherm, o = lethargisch.

tieferen Umgebungstemperaturen steigt er jedoch nicht mehr erheblich an. Der niedrigste durchschnittliche O_2-Puls liegt bei 30°C; er beträgt 0,85 µl/Herzschlag. Der höchste durchschnittliche O_2-Puls liegt bei 2°C und beträgt 2,07 µl/Herzschlag. Er steigt somit auf das 2,4 fache des Minimalwertes an (Tab. 1). Der Beitrag der Herzfrequenz an dem erhöhten O_2-Transport im Gewebe (berechnet nach der Methode von

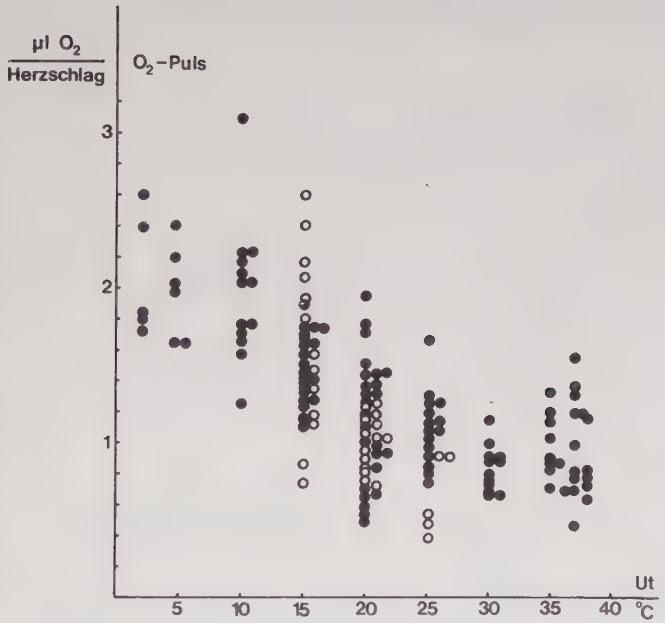

Abb. 24 O_2-Puls von Crocidura russula (Einzelwerte) bei Umgebungstemperaturen von 2-38°C nach jeweils 1-24 h Exposition. ● = normotherm, o = lethargisch.

Bartholomew & Tucker, 1963) steigt unterhalb der unteren kritischen Temperatur ebenfalls an. Bei 2°C beträgt der Anteil der Herzfrequenz an der Erhöhung des O_2-Transports 38%; der Anteil des O_2-Pulses gegenüber dem niedrigen Wert in der Thermischen Neutralzone dagegen 62%. Oberhalb der oberen kritischen Temperatur steigt der O_2-Puls bis 37°C ebenfalls an. Bei 38°C sinkt er dagegen unerwartet wieder ab.

Obwohl der O_2-Verbrauch bei dieser hohen Umgebungstemperatur noch weiter ansteigt, sinkt der O_2-Puls. Vermutlich wird nun über die hohe Herzfrequenz in verstärktem Maße Wärme an die Körperoberfläche transportiert.

Tabelle 1 Veränderungen im O_2-Puls und Beitrag der Herzfrequenz am erhöhten O_2-Transport ins Gewebe (%). a) Anstieg in Bezug auf die Thermische Neutralzone. b) Anstieg in Bezug auf die jeweils nächsthöhere Umgebungstemperatur.

* Berechnung nach Bartholomew & Tucker (1963)

$$\text{Beitrag der Hf (\%)} = \frac{Hf_2 - Hf_1}{Hf_1} : \frac{Hf_2 - Hf_1}{Hf_1} + \frac{OP_2 - OP_1}{OP_1}$$

Hf_1, OP_1: Herzfrequenz und O_2-Puls im Anfangsstadium.

Hf_2, OP_2: Herzfrequenz und O_2-Puls im veränderten Zustand.

UT °C	Hf min^{-1}	O_2-Puls µl O_2/Herzschlag	Beitrag der Hf (%) a	b
2	828	2,07	38	24
5	816	1,98	39	98
10	647	1,97	26	32
15	594	1,57	29	-4
20	605	1,06	60	81
25	464	0,99	22	22
30 TNZ	443	0,85	–	–
35	443	1,01	0	0
37	514	1,03	43	89
38	520	0,82	125	-7

In Abb. 25 ist die Herzfrequenz in Beziehung zur Körpertemperatur bei gleichbleibender Umgebungstemperatur (15°C) dargestellt. Daraus geht hervor, daß die Herzfrequenz direkt

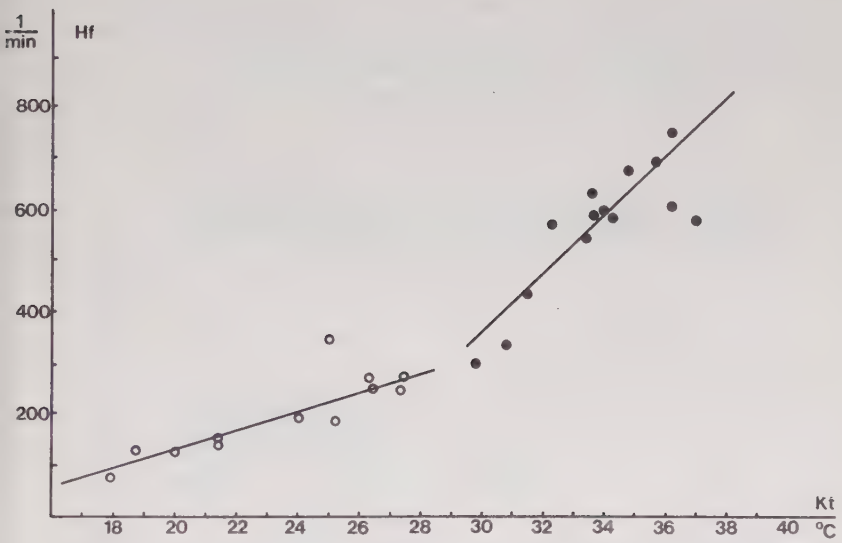

Abb. 25 Herzfrequenz von Crocidura russula bei verschiedenen Körpertemperaturen (17,9-37,0°C). Die Umgebungstemperatur betrug bei allen Versuchen 15°C. Gewicht der Tiere 8-11 g. ● = normotherm, o = lethargisch.

von der Körpertemperatur abhängt. Beim normothermen Tier steigt die Herzfrequenz nach der Gleichung:

$$y = 51{,}3 \times Kt - 1170 \quad \text{(Korrelationskoeff. = 0,85)}$$

Bei den lethargischen Spitzmäusen hat die Regressionsgerade die Gleichung:

$$y = 18{,}2 \times Kt - 230 \quad \text{(Korrelationskoeff. = 0,83)}$$

Ändert sich nur die Körpertemperatur, nicht dagegen die Umgebungstemperatur, so wird der O_2-Transport hauptsächlich über die Herzfrequenz geregelt.

Erwachen die Spitzmäuse aus der Lethargie (Abb. 26), so steigt der O_2-Verbrauch (entsprechend der O_2-Puls) stärker an als die Herzfrequenz. Erst nach dem Erwachen stellt sich das ursprüngliche Verhältnis wieder ein.

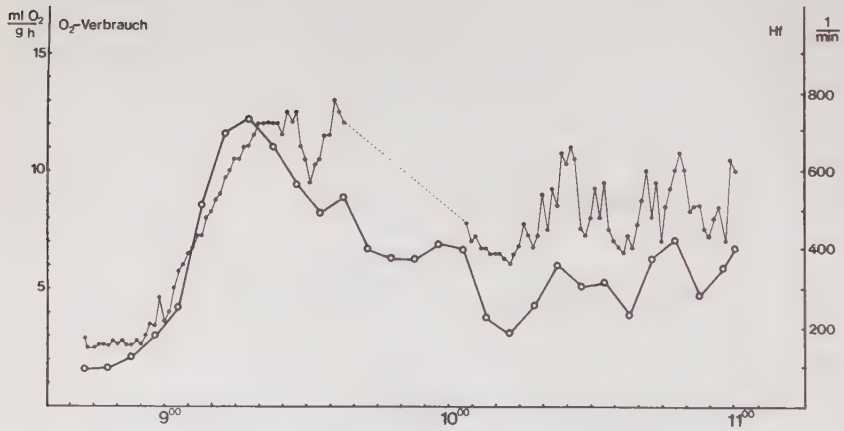

Abb. 26 O_2-Verbrauch und Herzfrequenz vor, während und nach dem Erwachen aus der Lethargie. o = 5-Minutenwerte des O_2-Verbrauchs (linke Skala). ● = Minutenwerte der Herzfrequenz (rechte Skala).

Im normothermen Zustand und während der Lethargie (Abb. 27) schlägt das Herz von Crocidura russula sehr regelmäßig; nur in seltenen Fällen treten Arrhythmien auf. Bei tiefen Um-

gebungstemperaturen steigt die allgemeine Muskelaktivität an und erschwert die Ableitung des EKG.

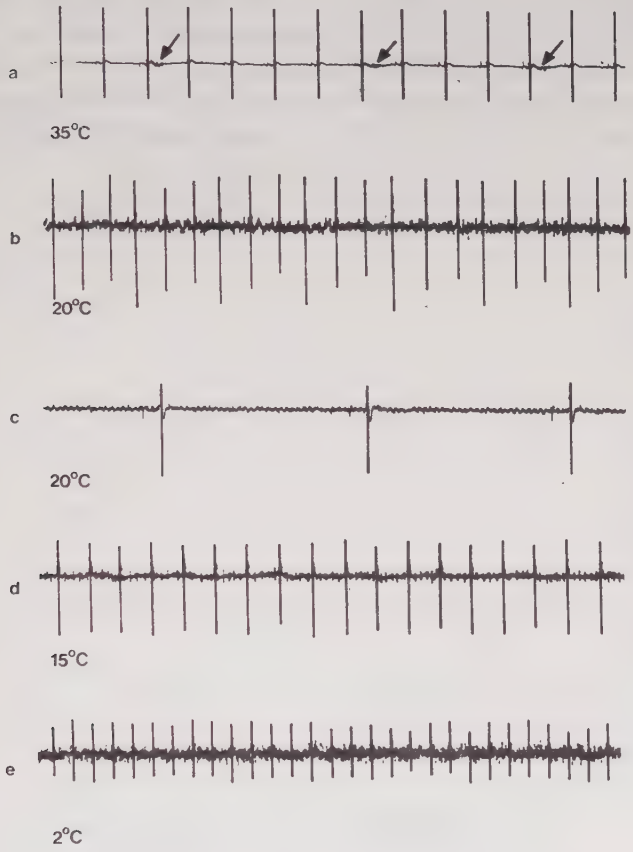

Abb. 27 EKG-Aufzeichnungen von Crocidura russula bei verschiedenen Umgebungstemperaturen. Dauer einer Aufzeichnung jeweils 2 s. Pfeile weisen auf Muskelaktionspotentiale während der Atmung hin. a, b, d, e, normotherm; c lethargisch.

2) Crocidura leucodon

Die Herzfrequenz von Crocidura leucodon (Abb. 28) entspricht in ihrer Beziehung zur Umgebungstemperatur den Verhältnissen von Crocidura russula. Die minimale durchschnittliche Herzfrequenz beträgt bei 30°C 302 Schläge/min und liegt um 33% unter dem gewichtsspezifischen Erwartungswert (452/min). Der Minimalwert ist somit erheblich niedriger als bei Crocidura russula. Bei 35°C steigt die Herzfrequenz außerordentlich stark, in einem Fall sogar auf 900 Schläge/min an. Die geringere Hitzetoleranz ist auch hieran zu erkennen. Bei den

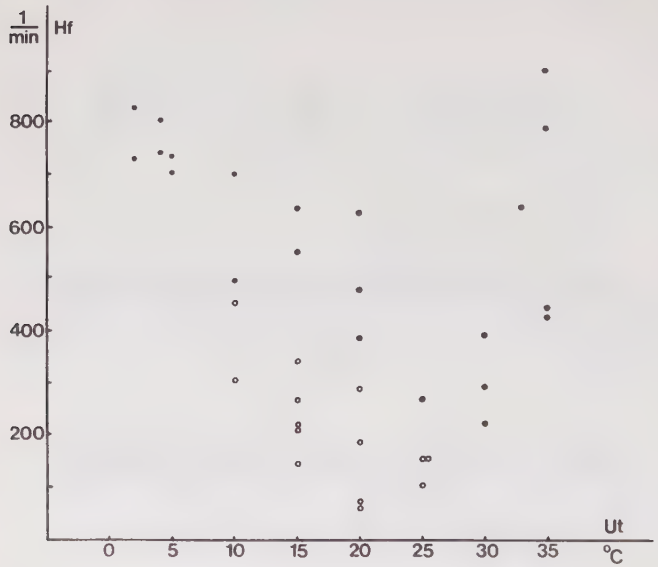

Abb. 28 Herzfrequenz (Einzelwerte) von Crocidura leucodon bei Umgebungstemperaturen von 2-35°C nach jeweils 1-24 h Exposition. ● = normotherm, o = lethargisch.

lethargischen Tieren sinkt die Herzfrequenz stark ab, im Extremfall sogar bis auf 60 Schläge/min und damit noch tiefer als bei Crocidura russula.

Die errechneten Werte für den O_2-Puls (Abb. 29) liegen höher als bei Crocidura russula. Bei 5°C ist der O_2-Puls gegenüber dem durchschnittlichen Minimalwert verdoppelt. Wegen der geringen Anzahl an Meßwerten wurde auf eine statistische Bearbeitung verzichtet.

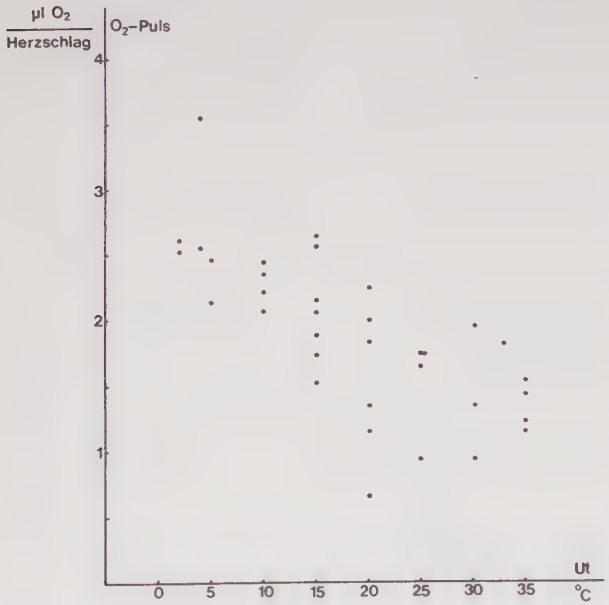

Abb. 29 O_2-Puls von Crocidura leucodon (Einzelwerte) bei Umgebungstemperaturen von 2–35°C nach jeweils 1–24 h Exposition. Zwischen Normothermie und Lethargie wurde nicht unterschieden.

3) Crocidura suaveolens

Die Schwankungsbreite der Herzfrequenz ist bei den normothermen Tieren relativ gering (Abb. 30). Als Ursache hierfür kommen die nur geringen Unterschiede im Körpergewicht in Frage (5,6-9 g). Die tiefste Herzfrequenz bei den lethargischen Tieren beträgt 80 Schläge/min (Ut 20°C). Der niedrigste durchschnittliche Wert für die normothermen Tiere liegt bei 30°C (Abb. 31); er beträgt 371 Schläge/min. Dies

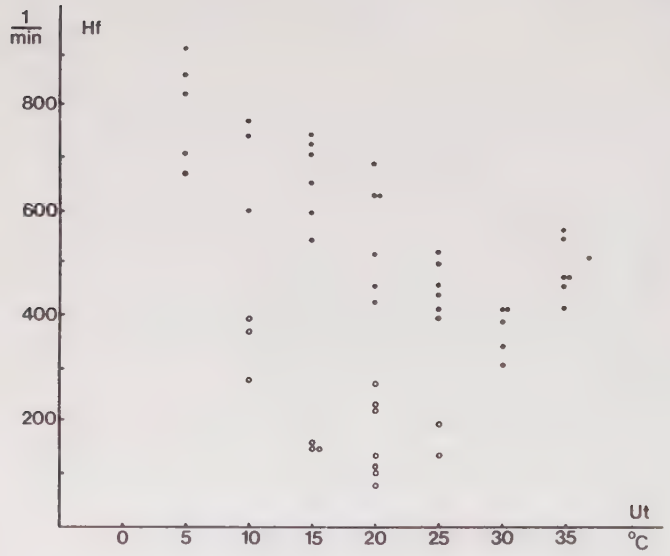

Abb. 30 Herzfrequenz von Crocidura suaveolens (Einzelwerte) bei Umgebungstemperaturen von 5-37°C nach jeweils 1-24 h Exposition. ● = normotherm, o = lethargisch.

sind 25% weniger als der gewichtsspezifische Erwartungswert (493 Schläge/min). Bei 5°C erreicht die Herzfrequenz 797 Schläge/min oder das 2,15 fache des Minimalwertes. Der Anstieg ist somit noch größer als bei Crocidura russula. Bei 35°C Umgebungstemperatur steigt auch hier die Herzfrequenz stärker als bei Crocidura russula. Während der Lethargie sinkt die Herzfrequenz stark ab. Bei 20°C beträgt sie im Durchschnitt 165 Schläge/min, was gegenüber dem

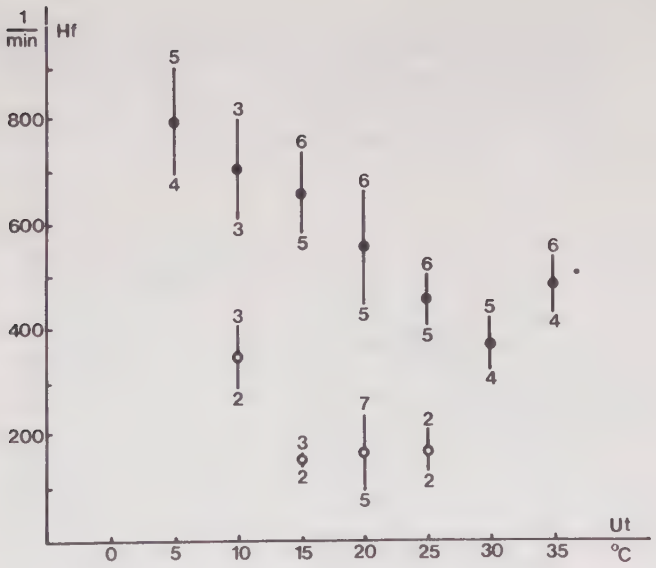

Abb. 31 Mittelwerte und Standardabweichungen der Herzfrequenz von Crocidura suaveolens bei Umgebungstemperaturen von 5-35°C nach jeweils 1-24 h Exposition. ● = normotherm, o = lethargisch.

normothermen Tier einer Reduktion um 70% entspricht.

Die für den O_2-Puls errechneten Mittelwerte sind in Tabelle 2 dargestellt. Der tiefste Wert liegt in der Thermischen Neutralzone bei 30°C; er beträgt bei Crocidura suaveolens 0,85 µl O_2/Herzschlag. Bei Senkung der Umgebungstemperatur auf 5°C steigt der O_2-Puls kontinuierlich bis auf das 2,4 fache des Minimalwertes an. Auch bei Crocidura suaveolens wird bei sinkender Umgebungstemperatur (5°C) der zusätzlich benötigte Sauerstoff zum größeren Teil (55%) durch eine Steigerung des O_2-Pulses transportiert.

Tabelle 2 Veränderungen im O_2-Puls und Beitrag der Herzfrequenz am erhöhten O_2-Transport ins Gewebe (%) bei Crocidura suaveolens.
a) Anstieg in Bezug auf die Thermische Neutralzone. b) Anstieg in Bezug auf die jeweils nächsthöhere Umgebungstemperatur. Berechnung wie Tab. 1.

UT °C	Hf min^{-1}	O_2-Puls µl O_2/Herzschlag	Beitrag der Hf (%) a	b
5	797	2,04	45	37
10	705	1,69	48	22
15	664	1,38	56	53
20	553	1,18	56	71
25	445	1,08	46	46
30 TNZ	371	0,85	–	–
35	488	1,07	55	55

4) Neomys fodiens

Die Herzfrequenzen von Neomys fodiens (Abb. 32) zeigen im Vergleich zu den vorausgehenden Arten eine geringe Variationsbreite. Dies entspricht der weitgehend konstanten Körpertemperatur dieser Spitzmäuse. Die tiefste Herzfrequenz beträgt 312 Schläge/min (Ut 25°C). Der tiefste Durchschnittswert (422 Schläge/min) liegt bei 30 und 35°C (Abb. 33). Er übertrifft damit den Erwartungswert (401 Schläge/min) um nur 5%. Sinkt die Umgebungstemperatur auf

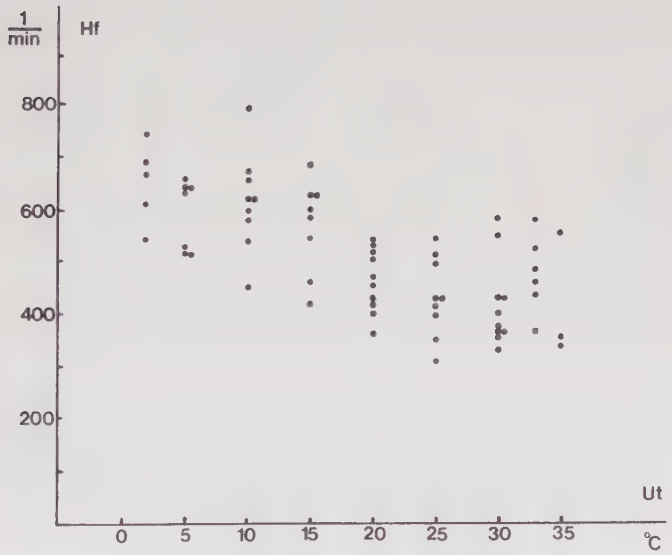

Abb. 32 Herzfrequenz (Einzelwerte) von Neomys fodiens bei Umgebungstemperaturen von 2-35°C nach jeweils 1-6 h Exposition

2°C ab, so steigt die Herzfrequenz auf 636 Schläge/min oder das 1,5 fache des Minimalwertes an. Die Steigerung der Herzfrequenz ist zwischen 25-10°C am größten.

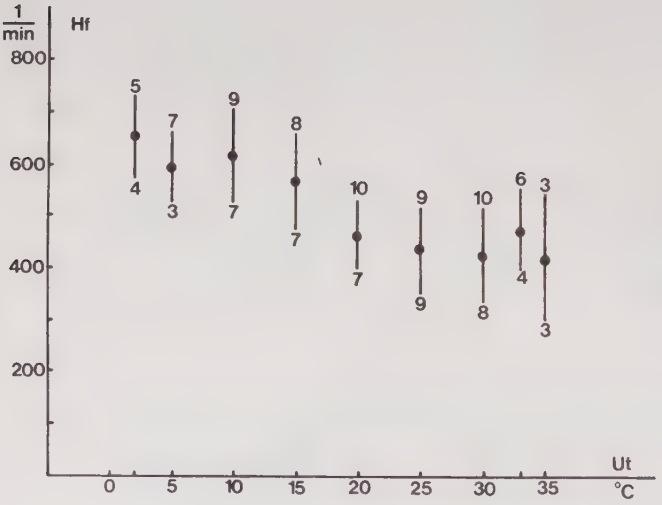

Abb. 33 Mittelwerte und Standardabweichungen der Herzfrequenz von Neomys fodiens bei Umgebungstemperaturen von 2-35°C nach jeweils 1-6 h Exposition.

Der O_2-Puls (Tabelle 3) steigt unterhalb der unteren kritischen Temperatur an und erreicht bei 2°C das 1,54 fache des Minimalwertes (Ut 30°C). Die Herzfrequenz beteiligt sich am erhöhten O_2-Transport bei 2°C Umgebungstemperatur mit 50%; die anderen 50% gehen zu Lasten einer Steigerung des O_2-Pulses. Oberhalb der oberen kritischen

Temperatur steigt der O_2-Puls stetig an. Die Herzfrequenz sinkt dagegen bei 35°C nochmals ab; der Durchschnittswert liegt hier sogar unter dem Minimalwert (30°C).

Tabelle 3 Veränderungen im O_2-Puls und Beitrag der Herzfrequenz am erhöhten O_2-Transport ins Gewebe (%) bei Neomys fodiens.
a) Anstieg in Bezug auf die Thermische Neutralzone. b) Anstieg in Bezug auf die jeweils nächsthöhere Umgebungstemperatur. Berechnung wie Tab. 1.

UT °C	Hf min^{-1}	O_2-Puls µl O_2/Herzschlag	Beitrag der Hf (%) a	b
2	655	3,38	50	69
5	596	3,24	46	-28
10	616	2,83	61	-462
15	571	3,13	45	60
20	466	2,73	30	59
25	434	2,59	13	13
30 TNZ	422	2,19	–	–
33	477	2,38	60	60
35	417	2,72	-5	-736

5) Sorex araneus

Im Gegensatz zu allen vorausgehenden Arten zeigt Sorex araneus in allen Temperaturbereichen extrem hohe Herzfrequenzen (Abb. 34). Der niedrigste Wert beträgt noch 470 Schläge/min. Der niedrigste Durchschnittswert liegt bei 25°C (außerhalb der Thermischen Neutralzone). Er beträgt 594 Schläge/min und übertrifft damit den Erwartungswert um 25%. Die durchschnittliche Herzfrequenz steigt zwischen 10-30°C

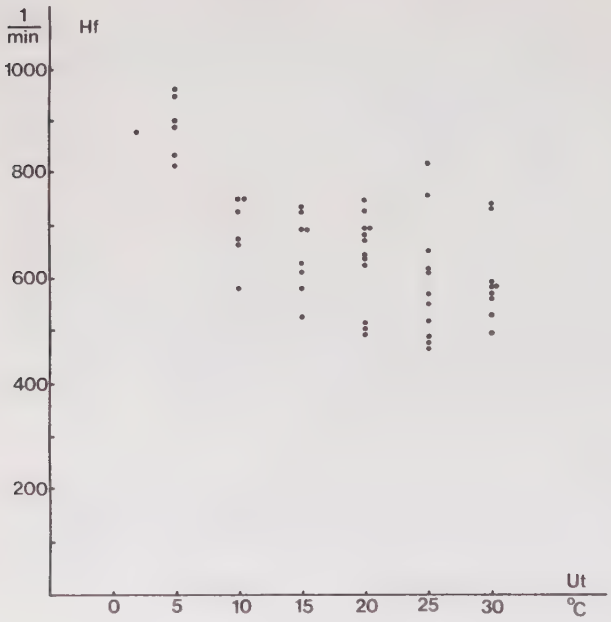

Abb. 34 Herzfrequenz (Einzelwerte) von Sorex araneus bei Umgebungstemperaturen von 2-30°C nach jeweils 1-4 h Exposition.

nur sehr wenig (Abb. 35). Erst unterhalb 10°C Umgebungstemperatur beginnt ein abrupter Anstieg bis auf durchschnittlich 916 Schläge/min oder auf das 1,5 fache des Minimalwertes.

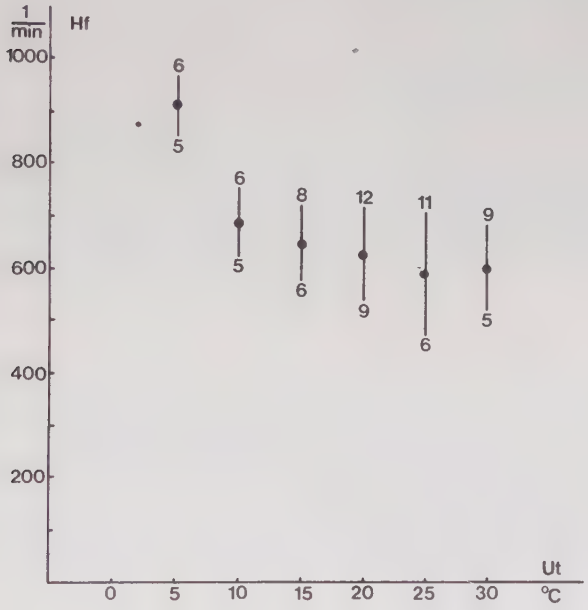

Abb. 35 Mittelwerte und Standardabweichungen der Herzfrequenz von Sorex araneus bei Umgebungstemperaturen von 5-30°C nach jeweils 1-4 h Exposition.

Der O_2-Puls (Tab. 4) ist bei 20°C am niedrigsten. Bei tieferen Umgebungstemperaturen steigt er an und erreicht bei 10°C das Maximum. Bei Umgebungstemperaturen bis einschließlich 10°C ist der Beitrag der Herzfrequenz am erhöhten O_2-Transport nur gering. Der O_2-Transport wird hier ausschließlich über

den O_2-Puls geregelt. Nachdem bei 5°C keine weitere Steigerung des O_2-Pulses erfolgt (der O_2-Puls scheint bei 10°C maximal gesteigert zu sein) erhöht sich der Beitrag der Herzfrequenz sprunghaft auf 52% (gegenüber dem Wert in der Thermischen Neutralzone). Bei Umgebungstemperaturen oberhalb der oberen kritischen Temperatur steigt der O_2-Puls an; er sinkt bei 30°C wiederum ab. Auch hier muß man annehmen, daß der Blutkreislauf in erhöhtem Maße dem Wärmetransport an die Oberfläche dient.

Tabelle 4 Veränderungen im O_2-Puls und Beitrag der Herzfrequenz am erhöhten O_2-Transport ins Gewebe (%) bei Sorex araneus.
a) Anstieg in Bezug auf die Thermische Neutralzone. b) Anstieg in Bezug auf die nächsthöhere Umgebungstemperatur. Berechnung wie bei Tab. 1.

UT °C	Hf min^{-1}	O_2-Puls µl O_2/Herzschlag	Beitrag der Hf (%) a	b
5	916	2,44	39	118
10	692	2,57	11	25
15	650	2,15	7	7
20 TNZ	627	1,42	–	–
25	594	2,20	-10	-10
30	604	2,12	-8	-46

Zusammenfassung

Die durchschnittlichen minimalen Herzfrequenzen der untersuchten Crocidurinae liegen zwischen 5 bzw. 33% unter dem gewichtsspezifischen Erwartungswert. Neomys fodiens übertrifft den Erwartungswert um 5% und Sorex araneus um 25%. Im lethargischen Zustand sinkt die Herzfrequenz der Crocidurinae auf durchschnittlich 147 Schläge/min (Crocidura russula, 20°C) und 165 Schläge/min (Crocidura suaveolens, 20°C). Bei sinkenden Umgebungstemperaturen (2 bzw. 5°C) erfolgt die Deckung des steigenden O_2-Bedarfs im Gewebe bei den Soricinae zu gleichen Teilen durch eine Steigerung der Herzfrequenz und des O_2-Pulses. Der Beitrag der Herzfrequenz bei den Crocidurinae ist wesentlich geringer (Crocidura russula 38%, Crocidura suaveolens 45%).

Der hohe Stoffwechsel, verbunden mit der hohen Herzfrequenz bei Sorex araneus, bietet eine Erklärung für das Dehnelsche Phänomen (Pucek 1970). Da das Herzgewicht bei abnehmendem Körpergewicht konstant bleibt, ändert sich die Leistungsfähigkeit des Kreislaufsystems nicht, verbunden mit einer Abnahme des Gesamt-O_2-Verbrauchs des Tieres. Der O_2-Verbrauch pro Gewichtseinheit kann nun bei gleicher Herzfrequenz gesteigert werden. Dies ermöglicht Sorex araneus ein Überleben bei extrem tiefen Umgebungstemperaturen, ohne eine übermäßige Herzbelastung durch zu hohe Schlagfrequenzen zu erfahren.

d) EKG der Spitzmäuse

Die Bedeutung der Herzfrequenz für den O_2-Transport zu den Geweben wurde bereits durch Errechnung des O_2-Pulses ermittelt. In den folgenden Versuchen sollte geklärt werden, ob die starke Beanspruchung des Herzens bei verschiedenen Umgebungstemperaturen und Körpertemperaturen auch zu Unterschieden im EKG führt. Hierzu wurden Ableitungen bei verschiedenen Körpertemperaturen durchgeführt.

Die Ableitelektroden wurden so gelegt, daß in der Regel die Ableitung zwischen den beiden Vorderextremitäten erfolgte. Eine Ableitung zwischen den Hinterbeinen wurde nur vorgenommen, wenn die erste Ableitung nicht möglich war. Um guten Körperkontakt zu erzielen, wurden die Elektroden mit einer Kochsalzlösung oder mit einer Kontaktcreme bestrichen. Die Aufzeichnung des klassischen EKG gelang nur bei einwandfreiem Extremitätenkontakt und minimaler Aktivität der Muskulatur (auch beim ruhenden Tier). Besonders schwierig war die Ableitung bei niederer Umgebungstemperatur, da neben dem verstärkten Muskelzittern nur noch die R-Zacke zu erkennen war. Dadurch bleibt die Zahl der Meßwerte bei niedrigen Körpertemperaturen nur gering.

1) EKG der normothermen Spitzmäuse

In Abb. 36 (a-e) sind typische EKG-Aufzeichnungen aller 5 Arten dargestellt. Alle Aufzeichnungen entsprechen grundsätzlich dem normalen Säugetier-EKG. Eine durchschnittliche Herzperiode dauert unter normothermen Bedingungen in der Thermischen Neutralzone bei Crocidura russula 135 ms, bei Crocidura suaveolens 166 ms, bei Crocidura leucodon 199 ms, bei Neomys fodiens 192 ms und bei Sorex araneus nur 96 ms.

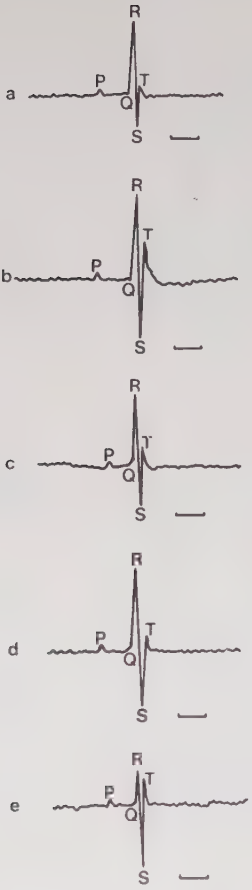

Abb. 36 EKG-Aufzeichnungen am Oszillographen von Crocidura russula (a), Crocidura leucodon (b), Crocidura suaveolens (c), Neomys fodiens (d) und Sorex araneus (e); Zeitmarken 20 ms.

Um eine möglichst genaue Abmessung für die zeitliche Dehnung des EKG (auch bei tiefen Umgebungstemperaturen) zu erhalten, wurde bei den Versuchen die Zeitdauer der Erregungsausbreitung von der Spitze der P-Zacke bis zum Nulldurchgang des Elektrodenstrahls von R nach S gemessen. Bei Neomys fodiens fällt die längere Dauer für die Erregungsausbreitung auf. Ein Vergleich zwischen Körpergewicht, Herzgewicht, Körpertemperatur und Erregungsausbreitung (Tab. 5) ergibt für das große Herz von Neomys fodiens auch die längste Dauer für den Erregungsablauf. Die Erregungsausbreitung ist, mit Ausnahme von Crocidura leucodon, offensichtlich von der Herzgröße abhängig.

	KG (g) n	Herzgewicht (mg) n	Kt (°C)	Erregungsausbreitung (ms)
Crocidura russula	7.8 (6)	93.3 (6)	38	22.7
Crocidura leucodon	12.0 (1)	130.1 (1)	38	20.3
Crocidura suaveolens	5.7 (3)	77.6 (3)	38	19.0
Neomys fodiens	14.5 (5)	146.4 (5)	39.6	25.1
Sorex araneus	7.4 (5)	80.0 (5)	37.2	19.6

Tabelle 5 Körpergewicht, Herzgewicht, Körpertemperatur und Erregungsausbreitung bei den 5 untersuchten Arten. Ziffern in ( ) bedeuten die Anzahl der untersuchten Tiere.

2) EKG bei unterschiedlichen Körpertemperaturen

Da alle hier untersuchten Crocidurinae die Fähigkeit zur Lethargie besitzen, konnte die Beziehung zwischen dem EKG und einem breiten Spektrum von Körpertemperaturen untersucht werden. In Abb. 37 und 38 wurde die jeweilige Dauer der Erregungsausbreitung (P-Zacke bis Nulldurchgang RS) in Beziehung zur Körpertemperatur (vergl. Tab. 5) gesetzt.

Die Erregungsausbreitung vergrößert sich bei Crocidura russula bis zu einer Körpertemperatur von 30°C (Grenze zur Lethargie) nur wenig. Die Regressionsgerade entspricht hier der Gleichung:

$$y\ (ms) = 53{,}3 - 0{,}808 \times Kt \qquad (Korrelationskoeff. = 0{,}75)$$

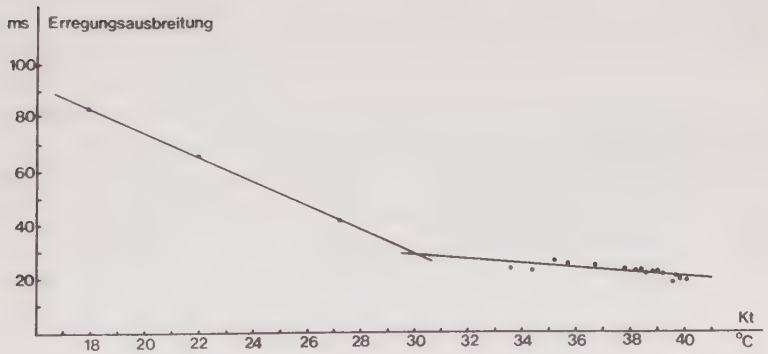

Abb. 37 Dauer der Erregungsausbreitung (Einzelwerte) von Crocidura russula in Beziehung zur Körpertemperatur bei Umgebungstemperaturen von 15-38°C.

Unterhalb von 30°C steigt die Zeitspanne für die Erregungsausbreitung im Vorhof und Ventrikel stärker an und entspricht der Gleichung:

$$y\ (ms) = 165 - 4{,}52 \times Kt \quad \text{(Korrelationskoeff. = 0,99)}$$

Die Form des EKG bleibt bis auf die zeitliche Dehnung in allen Temperaturbereichen unverändert.

Bei Crocidura leucodon und Crocidura suaveolens ist die Erregungsausbreitung bei tiefen Körpertemperaturen nicht im gleichen Maße verlangsamt wie bei Crocidura russula. Die Beziehung zwischen Erregungsausbreitung und Körpertemperatur (normotherm und lethargisch) entspricht bei Crocidura leucodon (a) und Crocidura suaveolens (b) den Gleichungen:

a) $y\ (ms) = 89 - 1{,}80 \times Kt$ (Korrelationskoeff. = 0,99)

b) $y\ (ms) = 92 - 1{,}87 \times Kt$ (Korrelationskoeff. = 0,99)

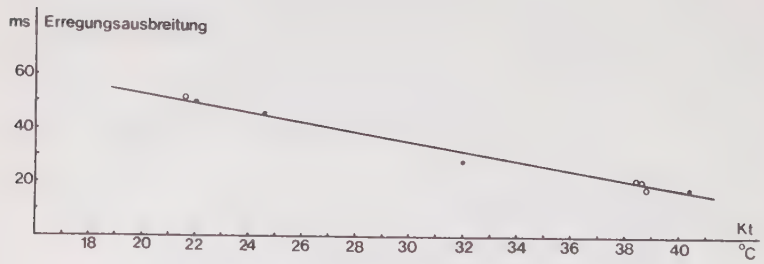

Abb. 38 Dauer der Erregungsausbreitung (Einzelwerte) von Crocidura leucodon (●) und Crocidura suaveolens (○) in Beziehung zur Körpertemperatur bei Umgebungstemperaturen von 15–35°C.

Auch bei Crocidura leucodon und Crocidura suaveolens bleibt die Form des EKG bis auf die zeitliche Dehnung in allen Temperaturbereichen unverändert.

Zusammenfassung

Das EKG der Spitzmäuse entspricht in allen Bereichen dem normalen Säugetier-EKG. Während der Lethargie (Crocidurinae) wird das EKG, je nach Art unterschiedlich, zeitlich gedehnt, verändert sich ansonsten aber nicht.

e) Jugendentwicklung der Temperaturregulation

Spitzmäuse kommen als "Nesthocker" zur Welt und sind noch nackt und blind; ihre Extremitäten sind noch wenig entwickelt (Vogel 1972). Über die Entwicklung der Temperaturregulation ist wenig bekannt. Ich untersuchte deshalb im Zusammenhang mit dem Wachstum der Jungtiere während der ersten 4 Lebenswochen den O_2-Verbrauch bei 2 verschiedenen Umgebungstemperaturen sowie die Differenz der Körpertemperatur zwischen Anfang und Ende des Versuches. Die erste Umgebungstemperatur betrug 30°C; sie entspricht der Nesttemperatur und der Thermischen Neutralzone der adulten Tiere. Die zweite Umgebungstemperatur betrug 20°C; sie bedeutet für die Jungtiere bereits eine erhebliche thermische Belastung. Bei 30°C wurde der O_2-Verbrauch über die gesamte Versuchsdauer (30 min) ausgewertet, bei 20°C dagegen nur die letzten 15 min. Bei Neomys fodiens registrierte ich zu Beginn und am Ende der Versuche die Herzfrequenz. Die Körpertemperatur wurde an jedem Jungen einzeln (im Nacken) gemessen und anschließend der Mittelwert des ganzen Wurfes gebildet. Als Versuchstiere standen je ein Wurf von Crocidura russula (4 Versuchstiere) und Neomys fodiens (3 Versuchstiere) zur Verfügung.

1) O_2-Verbrauch und Körpertemperatur von Crocidura russula (30°C)

Die Körpertemperaturen der jungen Spitzmäuse liegen bis zu einem Alter von 21 Tagen (Abb. 39 a) nach jeweils 30 min Versuchszeit zwischen 30,5-35°C. Während dieser Altersperiode steigt oder sinkt die Körpertemperatur bis zum jeweiligen Versuchsende. Erst nach dem 24. Lebenstag erreicht die Körpertemperatur - nach einer Übergangsphase - ein Niveau zwischen 35 und 37°C. Der O_2-Verbrauch (Abb. 39 b) ist am ersten Tag am höchsten und nimmt bis zum 7. Lebenstag ab. Vom 7. Tag an stellt sich ein weitgehend gleichmäßiges Niveau ein, das bereits den entsprechenden Werten adulter Tiere nahekommt.

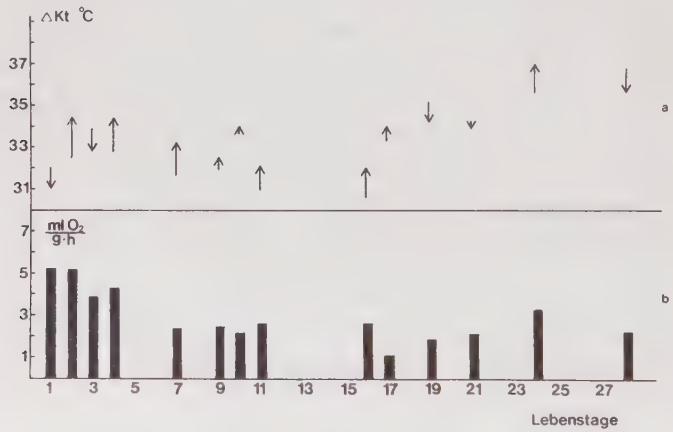

Abb. 39 a Temperaturdifferenz ΔKt (Pfeillänge) zwischen Versuchsbeginn und Ende bei Crocidura russula (30°C) bis zum Alter von 28 Tagen. Die Pfeilrichtung zeigt an, ob eine Erhöhung oder Senkung der Körpertemperatur erfolgte.

b O_2-Verbrauch bei 30°C; Mittelwerte des ganzen Wurfes (4 Tiere).

2) O_2-Verbrauch, Körpertemperatur und Herzfrequenz von Neomys fodiens (30°C)

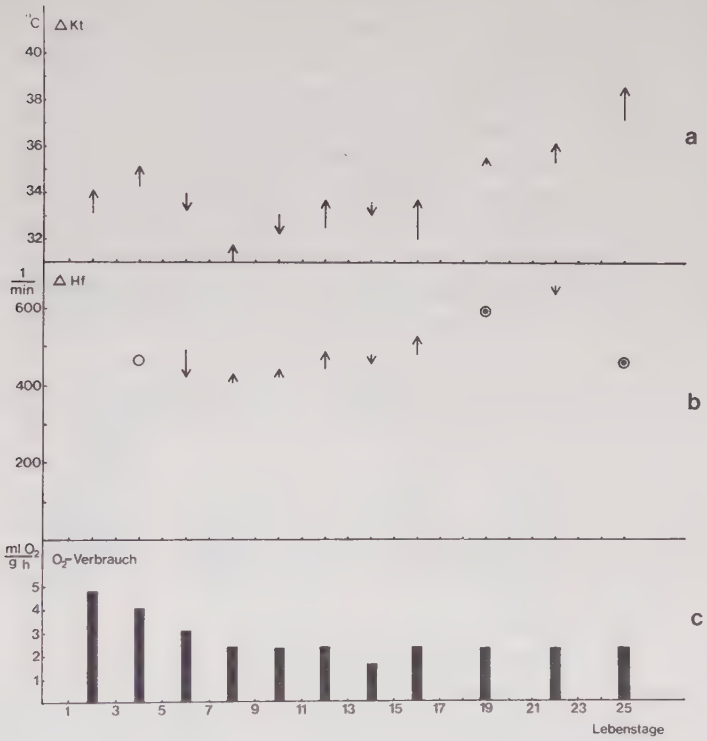

Abb. 40 a Temperaturdifferenz ΔKt (Pfeillänge) zwischen Versuchsbeginn und Ende bei Neomys fodiens (30°C) bis zum Alter von 25 Lebenstagen. Die Pfeilrichtung zeigt an, ob eine Erhöhung oder Senkung der Körpertemperatur erfolgte.

b Differenz der Herzfrequenz ΔHf (Pfeillänge) zwischen Versuchsbeginn und Ende (30°C). Die Pfeilrichtung zeigt an, ob eine Erhöhung oder Senkung der Herzfrequenz erfolgte. (Mittelwerte des ganzen Wurfes). ○ Nur Anfangswert ermittelt. ◎ Der Anfangswert ist gleich dem Endwert.

c O_2-Verbrauch bei 30°C; Mittelwerte des ganzen Wurfes (3 Tiere).

Die Körpertemperatur schwankt in den ersten 16 Lebenstagen zwischen 31,5-35°C (Abb. 40 a). Vom 16. Lebenstag an erhöht sie sich deutlich und erreicht am 25. Lebenstag das Niveau der adulten Tiere. Auch die jungen Neomys fodiens senken oder erhöhen während des Versuchs ihre Körpertemperatur. Weit geringer ist die Variation der Herzfrequenz (Abb. 40 b). Zwischen Beginn und Ende eines Versuchs sind kaum Unterschiede vorhanden. Die Herzfrequenz schwankt in den ersten 16 Lebenstagen zwischen 420-480 Schläge/min. Sie steigt bis zum 22. Tag auf über 600/min an und sinkt anschließend wieder ab. Der O_2-Verbrauch (Abb. 40 c) ist am ersten Lebenstag am höchsten; er fällt anschließend gleichmäßig bis zum 8. Tag ab und bleibt sodann konstant.

3) O_2-Verbrauch, Körpertemperatur und Wachstum von Crocidura russula (20°C)

Bei normal wachsenden und gut ernährten Tieren nimmt die Körpertemperatur (Abb. 41 a) am ersten Lebenstag innerhalb von 30 Minuten um 4°C ab, am 4. Tag dagegen nur noch um 0,5°C. Obwohl die Jungen am 4. Tag noch völlig nackt und blind sind (Körpergewicht durchschnittlich 2,5 g) vermeiden sie den Temperaturrückgang. Vom 5. Tag an sinkt die Körpertemperatur während des Versuches auffallend stark ab (bis zu 10°C). Dabei geraten die Jungen in Lethargie. Erst vom 21. Lebenstag an ändert sich die Körpertemperatur während des Versuches nicht mehr. Sie bleibt auf dem hohen Niveau der adulten Tiere.

Der O_2-Verbrauch (Abb. 41 b) steigt in den ersten 4 Lebenstagen stark an; schon am 2. Tag liegt er höher als der Vergleichswert bei 30°C. Am 4. Tag ist die Steigerung bereits so stark, daß die Körpertemperatur während der Versuchszeit nahezu konstant bleibt. An den folgenden Tagen entspricht der O_2-Verbrauch jeweils der unterschiedlichen Lethargie-

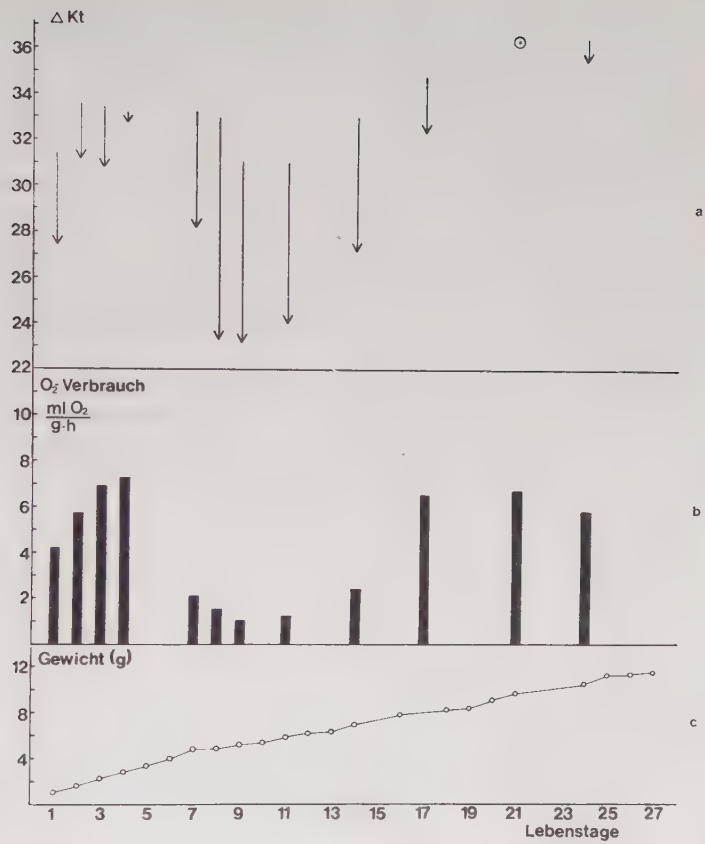

Abb. 41 a Temperaturdifferenz ΔKt (Pfeillänge) zwischen Versuchsbeginn und Ende bei Crocidura russula (20°C) bis zum Alter von 24 Lebenstagen. Die Pfeilrichtung zeigt an, ob eine Erhöhung oder Senkung der Körpertemperatur erfolgte. ⊙ Der Anfangswert ist gleich dem Endwert.

b O_2-Verbrauch bei 20°C; Mittelwerte des ganzen Wurfes.

c Entwicklung des Körpergewichts bis zum 27. Lebenstag; Mittelwerte des ganzen Wurfes.

tiefe. Vom 17. Tag an tritt während der Versuchszeit keine Lethargie mehr auf; der Stoffwechsel liegt dann bereits im Bereich der adulten Tiere.

Die normale Entwicklung der Jungen zeigt die Gewichtskurve (Abb. 41 c). Die Untersuchung von 3 weiteren Würfen ergab, daß die homoiotherme Stoffwechselreaktion auch vom Ernährungszustand der Jungen abhängt. Besonders kleine Jungtiere, die nur langsam wuchsen, reagierten in den ersten Lebenstagen nur mit einer geringen Steigerung des O_2-Verbrauchs (20°C).

Die Frage, ob die erst 1-2 Wochen alte Spitzmäuse wirklich in Lethargie geraten, oder ob es sich dabei nur um eine erzwungene Unterkühlung handelt, war zu entscheiden. Dazu

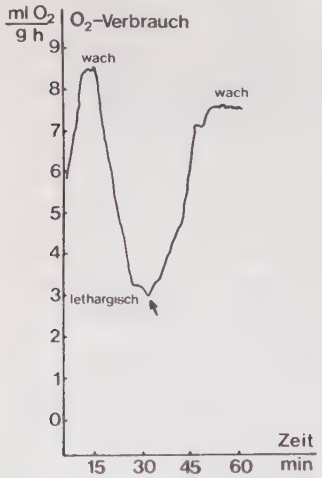

Abb. 42 O_2-Verbrauch von 4 jungen Crocidura russula bei einer Umgebungstemperatur von 15°C (Übergang in Lethargie und Erwachen). Die Reizung der 11 Tage alten Tiere (leichtes Schütteln der Meßküvette) ist durch einen Pfeil markiert.

genügte bereits eine geringe mechanische Reizung der Jungtiere in Lethargie. In jedem Falle erhöhten sie sofort ihren O_2-Verbrauch und damit ihre Körpertemperatur. Unterkühlte Tiere sind hierzu nicht mehr in der Lage. In Abb. 42 ist ein derartiger Versuch dargestellt. Die Jungen reagierten in der Lethargie auf Störreize in gleicher Weise wie die erwachsenen Spitzmäuse.

4) O_2-Verbrauch, Körpertemperatur, Herzfrequenz und Wachstum von Neomys fodiens (20°C)

Während der ersten 10 Lebenstage sinkt die Körpertemperatur der Jungen bei 20°C Umgebungstemperatur nach 30 Minuten um durchschnittlich 7,5°C ab (Abb. 43 a). Anschließend verringert sich die Temperaturdifferenz kontinuierlich; sie beträgt aber selbst am 25. Lebenstag noch 1,3°C. Die Zeitspanne bis zur Erlangung einer wirksamen homoiothermen Stoffwechselreaktion ist gegenüber Crocidura russula erheblich vergrößert.

Die Herzfrequenz (Abb. 43 b) verhält sich wie die Körpertemperatur. Sie sinkt während der ersten 10 Tage auf die Hälfte; anschließend verringert sich auch hier die Differenz zwischen Anfang und Ende der Versuche. Erst am 19. Lebenstag tritt keine Senkung mehr auf.

Der O_2-Verbrauch (Abb. 43 c) liegt am 12. Lebenstag erstmals über dem entsprechenden Wert bei 30°C Umgebungstemperatur und zeigt damit die erste homoiotherme Stoffwechselreaktion. Sie reicht jedoch noch nicht zur Konstanterhaltung der Körpertemperatur aus. Am 19. Lebenstag ist die Stoffwechselsteigerung bereits so stark, daß die Körpertemperatur nur noch um 1,5°C abnimmt. Eine vollständige Homoiothermie wird erst nach 25 Lebenstagen erreicht. Die

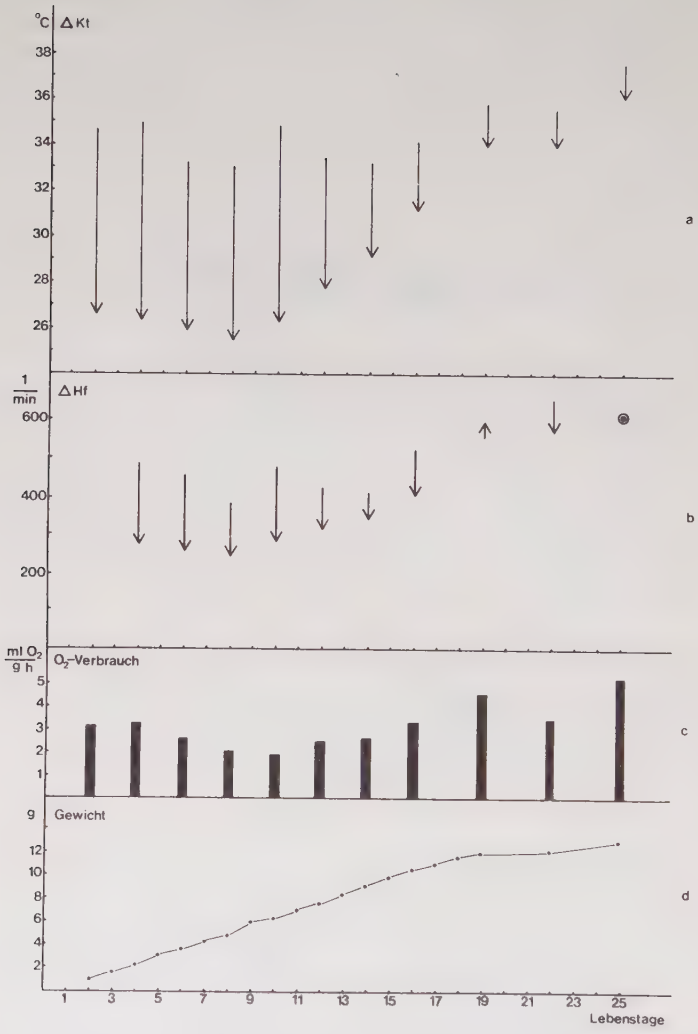

Abb. 43 a Temperaturdifferenz ΔKt (Pfeillänge) zwischen Versuchsbeginn und Ende bei Neomys fodiens (20°C) bis zum Alter von 25 Lebenstagen. Die Pfeilrich-

Entwicklung des Körpergewichts erfolgte bei allen Jungen normal (Abb. 43 d).

Zusammenfassung

Bei neugeborenen Crocidura russula und Neomys fodiens liegen bei 30°C Umgebungstemperatur die Körpertemperaturen nach 30 Minuten Exposition 21 bzw. 16 Lebenstage lang zwischen 30,5-35°C. Im Alter von 24 bzw. 25 Lebenstagen erreichen die Körpertemperaturen die entsprechenden Werte der adulten Tiere. Der O_2-Verbrauch ist in den ersten Tagen sehr hoch; er sinkt bis zum 7. bzw. 8. Tag erheblich ab und bleibt anschließend auf diesem Niveau.
Bei 20°C Umgebungstemperatur und 30 Minuten Belastungszeit zeigt Crocidura russula schon am 4. Lebenstag eine effektive homoiotherme Stoffwechselreaktion. Anschließend ist bereits "echte Lethargie" mit erniedrigter Körpertemperatur und erniedrigtem O_2-Verbrauch möglich. Neomys fodiens zeigt dagegen eine kontinuierliche Entwicklung zur Homoiothermie.

---

tung zeigt an, ob eine Erhöhung oder Senkung der Körpertemperatur erfolgte.

Abb. 43 b Herzfrequenz △Hf (Pfeillänge) zwischen Versuchsbeginn und Ende (20°C). Die Pfeilrichtung zeigt an, ob eine Erhöhung oder Senkung der Herzfrequenz erfolgte. ⊙ Der Anfangswert ist gleich dem Endwert.

c O_2-Verbrauch bei 20°C; Mittelwerte des ganzen Wurfes.

d Entwicklung des Körpergewichts bis zum 25. Lebenstag; Mittelwerte des ganzen Wurfes (3 Tiere).

D) Diskussion

Die vorliegenden Untersuchungen an 5 Vertretern der europäischen Spitzmäuse haben gezeigt, daß die Crocidurinae nicht nur eine im Durchschnitt niedrigere Körpertemperatur, sondern auch eine größere Schwankungsbreite der Körpertemperatur besitzen als die Soricinae. Durch einen Vergleich mit den früheren Daten läßt sich diese Aussage gut absichern: Die hier ermittelten Körpertemperaturen von Neomys fodiens (37,3°C) und Sorex araneus (38,3°C) decken sich mit den Werten von Gebczynski (1977). Für die nordamerikanische Art Blarina brevicauda wurden Körpertemperaturen von 38,5°C (Doremus 1965) und 37,2°C (Platt 1974) und für Sorex cinereus 38,8°C (Morrison et al. 1959) ermittelt. Eine Ausnahme bildet Cryptotis parva mit nur 35°C Körpertemperatur (Layne & Redmond 1959). Für die drei hier untersuchten Crocidurinae liegen die mittleren Körpertemperaturen im normothermen Zustand zwischen 34,2-34,8°C; sie variieren von 32-37°C. Zu ähnlichen Werten gelangten Frey (1979) an Crocidura russula (36,0°C), Suncus murinus (35,3°C), Suncus etruscus (34,7°C) und Balakrishnan & Nair (1974) an Suncus murinus (34,1-35,8°C). Eine Ausnahme bildet die von Hasler & Nalbandov (1974) an Suncus murinus gemessene hohe Körpertemperatur (38,1-39,8°C).
Trotz der beiden Ausnahmen besteht kein Zweifel, daß die Weißzahnspitzmäuse eine labilere Temperaturregulation besitzen als die Rotzahnspitzmäuse. Dies zeigt sich besonders in ihrer Fähigkeit zur Lethargie, die bei Crocidura leucodon bereits von Wahlström (1928) beschrieben, aber nur als Erkrankung erkannt wurde. Lethargie beobachteten Kusnetzov (1972) bei Crocidura suaveolens (Kt bis 17°C) und bei Diplomesodon pulchellum (Kt bis 15°C) und Vogel (1974) und Frey (1979) bei der kleinsten Spitzmaus Suncus etruscus (Kt bis 12°C). In der vorliegenden Untersuchung konnte Lethargie bei allen

4 Arten der europäischen Weißzahnspitzmäuse nachgewiesen werden (Nagel 1977). Alle typischen Merkmale der Lethargie traten dabei auf: Die Körpertemperatur sank bei Umgebungstemperaturen von 10-25°C in einen Bereich von 18-30°C; die tiefsten Körpertemperaturen betrugen bei Crocidura russula 17,9°C, Crocidura leucodon 18,6°C (Nagel 1976 unveröffentl.) und Crocidura suaveolens 21,6°C. Im Gegensatz zu Suncus etruscus (Frey 1979) zeigte die Körpertemperatur keine unmittelbare Beziehung zur Umgebungstemperatur. Die Unterschreitung der minimalen Körpertemperatur führte bei den wenigen beobachteten Fällen zum Kältetod. Das Wiedererwachen aus der Lethargie erfolgte spontan oder nach einem Weckreiz, wobei die Körpertemperatur rasch anstieg (0,5-0,9°C/min). Lethargie trat im Allgemeinen nach längerem Nahrungsentzug auf. Im Gegensatz zu Suncus etruscus (Frey 1979) wurde spontaner Torpor nicht beobachtet.

Die Messung des O_2-Verbrauchs spiegelt deutlich die unterschiedlichen Körpertemperaturen der beiden Unterfamilien wider. Die beiden Soricinae Neomys fodiens und Sorex araneus übertreffen mit ihrem Basalstoffwechsel alle anderen Arten. Er liegt um 70% bzw. 230% über dem gewichtsspezifischen Erwartungswert (Kleiber 1967). Der intensive Stoffwechsel der Soricinae wurde bereits in früheren Untersuchungen festgestellt (Morrison & Pearson 1946, Pearson 1947, Morrison 1948, Pearson 1948, Morrison et al. 1952, 1953, 1959, Hawkins et al. 1960, Pfeiffer & Gass 1962, Buckner 1964, Gebczynski 1965, Gebczynska & Gebczynski 1965, Doremus 1965, Martinsen 1969, Gebzynski 1971 a,b, Neal & Lustick 1974, Platt 1974 und Vogel 1976).
Der Basalstoffwechsel der Crocidurinae liegt dagegen nur zwischen 10-19% über dem gewichtsspezifischen Erwartungswert. Bei Suncus murinus wurde eine Erhöhung um 11% (Dryden 1974), bei Crocidura occidentalis 31% (Hildwein 1972) er-

	KG (g) n	Basalsstoff-wechsel ml O_2/g h	Erwartungs-wert des Stoff-wechsels	% des Erwar-tungswertes	TNZ °C	Steigerung des O_2-Verbrauchs von der TNZ bis 5°C
Crocidura russula	9.6 (7)	2.45	2,22	+ 10	30	x 4.3
Crocidura leucodon	11.7 (2)	2,55	2,15	+ 19	30	x 4.0
Crocidura suaveolens	7.5 (4)	2,81	2,35	+ 20	30	x 4.2
Suncus etruscus	2.5 (2)	3,6	3,2	+ 12	35	x 4.7
Neomys fodiens	17.1 (8)	3,22	1,9	+ 69	20-35	x 2,2
Sorex araneus	8.7 (9)	7,43	2,26	+ 228	20	x 1.5

Tabelle 7 O_2-Verbrauch, gewichtsspezifischer Erwartungswert nach Kleiber (1967) und Thermische Neutralzone bei normothermen Spitzmäusen. Letzte Spalte: Stoffwechselsteigerung bei 5°C Umgebungstemperatur gegenüber dem Basalstoffwechsel. Messungen an Suncus etruscus (Nagel 1976 unveröffentl.).

mittelt. Vogel (1976) beschreibt für die Weißzahnspitzmäuse ein allgemein niedrigeres Stoffwechselniveau. Der unmittelbare Vergleich dieser Angaben wird durch unterschiedliche Meßmethoden und Temperaturbereiche sehr erschwert. Trotzdem sind die Unterschiede zwischen den beiden Unterfamilien deutlich. Die Unterschiede zeigen sich auch im Bereich der Thermischen Neutralzone. Bei allen 3 Arten der Gattung Crocidura wurde der Basalstoffwechsel bei 30°C Umgebungstemperatur gemessen; bei Suncus etruscus stellte sich der Minimalwert sogar erst bei 35°C ein. Demgegenüber steht die niedrige neutrale Umgebungstemperatur von Sorex araneus (20°C) und die sehr breite Thermische Neutralzone von Neomys fodiens (20-35°C). Eine Erniedrigung der Umgebungstemperatur auf 5°C führt unter diesen Umständen bei den Crocidurinae zu einer etwa 4-5 fachen Stoffwechselsteigerung, bei Sorex araneus und Neomys fodiens dagegen nur zu einer Erhöhung auf das 1,5 bzw. 2,2 fache des Minimalwertes (Tabelle 7).

Die Ursache für die Unterschiede im O_2-Verbrauch zwischen den beiden Unterfamilien wird klar, wenn man den Stoffwechsel von Crocidura russula in Beziehung zur Körpertemperatur darstellt und mit dem Durchschnittswert von Sorex araneus vergleicht (Abb. 44). Die Berechnung der Regressionsgerade zeigt, daß der für Sorex araneus ermittelte Wert nur knapp über der Geraden liegt und damit auch dem entsprechenden Wert von Crocidura russula gleichkommt. Die ermittelten Unterschiede im O_2-Verbrauch zwischen den Soricinae und den Crocidurinae sind somit in erster Linie auf die niedrige und variable Körpertemperatur der Weißzahnspitzmäuse zurückzuführen.

Lethargie tritt bei den Rotzahnspitzmäusen selbst nach Futterentzug nicht auf (Gebczynski 1971). Martinsen (1969) registrierte für Blarina brevicauda bei Futterentzug nur eine Verringerung des O_2-Verbrauchs, aber keine Lethargie.

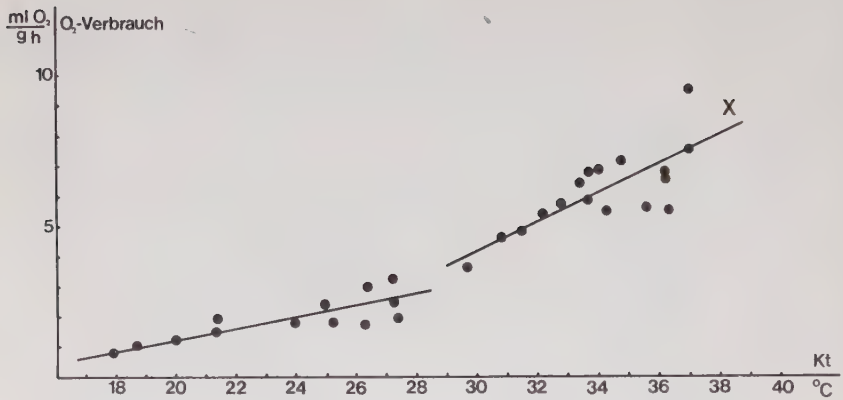

Abb. 44 O_2-Verbrauch von Crocidura russula (Einzelwerte) bei 15°C Umgebungstemperatur in Abhängigkeit zur Körpertemperatur. X = entsprechender Durchschnittswert für Sorex araneus. Körpergewicht von Crocidura russula 8-11 g, von Sorex araneus 9,5 g. Durchschnittliche Körpertemperatur von Sorex araneus 38,4°C.

Daß Spitzmäuse allgemein einen höheren Stoffwechsel haben als vergleichbar große andere Säugetiere, ist seit den grundlegenden Untersuchungen von Pearson (1948) bekannt. Auch die Crocidurinae besitzen dieses höhere Stoffwechselniveau; aber wegen der niederen Körpertemperatur ist der Basalstoffwechsel gegenüber dem gewichtsspezifischen Erwartungswert nur noch wenig erhöht. Über die Ursachen gibt es bis jetzt keine gesicherte Erklärung.

Die Ableitungen des EKG über Tritt-Elektroden ermöglichten zwar keine Standardbedingungen, dennoch wiesen die Aufzeich-

nungen den typischen Verlauf des Säugetier-EKG auf. Der große Vorteil dieser Methode zeigte sich bei der Messung der Ruheherzfrequenz, die nur an schlafenden oder ruhenden Tieren erfolgen konnte. Nur an Spitzmäusen die in keiner Weise erregt sind, stellt sich die tatsächliche Ruheherzfrequenz ein.

Die Herzfrequenz wurde bereits bei mehreren Spitzmausarten ermittelt. Bei Suncus murinus beträgt sie 563-604/min (Dryden et al. 1971) bzw. durchschnittlich 550/min (Balakrishnan & Nair 1974). Bei der nordamerikanischen Art Blarina brevicauda liegt sie bei 750/min (Doremus 1965) und bei Sorex cinereus zwischen 500-1320/min (Morrison et al. 1959). Nach Angaben von Weibel et al. (1972) und Bartels et al. (1979) erreicht die Herzfrequenz bei Suncus etruscus 1300/min bzw. variiert zwischen 700-1400/min. Da die meisten Messungen unter leichter Narkose oder auch an erregten Tieren erfolgten, ist der Vergleich mit den vorliegenden Untersuchungen nur mit Vorbehalt möglich. In Tabelle 8 sind die durch EKG-Aufzeichnungen ermittelte Ruhe-Herzfrequenz sowie der errechnete O_2-Puls aller untersuchten Arten dargestellt. Der Unterschied zwischen den beiden Unterfamilien ist auch hier deutlich: Während bei Sorex araneus und Neomys fodiens die Herzfrequenz um 25 bzw. 5% über dem Erwartungswert liegt, erreicht keine der Weißzahnspitzmäuse diesen Wert. Crocidura russula kommt mit -5% noch am nächsten, Crocidura leucodon und Crocidura suaveolens liegen dagegen um -33 bzw. -25% niedriger. Dies gilt nur für die normothermen Tiere und ist umso überraschender, als alle untersuchten Arten einen gegenüber dem Erwartungswert erhöhten Stoffwechsel aufweisen. Eine mögliche Erklärung bietet die Beziehung der Herzgröße zur Körpergröße (Tab. 9). Bei allen untersuchten Arten übertrifft das Herzgewicht den gewichtsspezifischen Erwartungswert um 70 bis 87%. Bei Suncus etruscus fand Bartels et al. 1979 sogar ein um 100% größeres Herz. Die Folge dieser Be-

	KG g n	Ruhe-Herzfrequenz 1/min	Erwartungswert der Hf 1/min	% des Erwartungswertes	Steigerung der Hf von der TNZ bis 5°C	Steigerung des O_2-Pulses von der TNZ bis 5°C
Crocidura russula	9.6 (7)	443	465	- 5	x 1,9	x 2,5
Crocidura leucodon	11.7 (2)	302	452	- 33	–	–
Crocidura suaveolens	7.5 (4)	371	493	- 25	x 2,1	x 2,4
Neomys fodiens	17.1 (8)	422	401	+ 5	x 1,5	x 1,5
Sorex araneus	8.7 (6)	627	475	+ 25	x 1,5	x 1,5

Tabelle 8 Ruheherzfrequenz, gewichtsspezifischer Erwartungswert, Körpergewicht, % des Erwartungswertes und Steigerung der Herzfrequenz und des O_2-Pulses bei 5°C.

	KG (g) n	Herzgewicht (mg) n	Erwartungswert (mg)	% über Erwartungswert
Crocidura russula	7,8 (6)	93.3 (6)	50	87
Crocidura leucodon	12.0 (1)	130.0 (1)	76	71
Crocidura suaveolens	5.7 (3)	77.6 (3)	37	110
Neomys fodiens	14.5 (5)	146.4 (5)	92	60
Sorex araneus	7.4 (5)	80.0 (5)	47	70

Tabelle 9 Körpergewicht, Herzgewicht und gewichtsspezifischer Erwartungswert nach Stahl (1965). Herzgewicht = 5,8 x $KG^{0,98}$ (KG in kg).

ziehung ist ein erheblich vergrößertes Schlagvolumen, das den gleichen O_2-Transport bei verminderter Schlagfrequenz ermöglicht.

Bei allen Crocidurinae sinkt die Herzfrequenz während der Lethargie stark ab. Crocidura leucodon erreicht dabei einen Minimalwert von nur 60 Schlägen/min. Umgebungstemperaturen unter 30°C lösen bei normothermen Spitzmäusen eine Erhöhung der Herzfrequenz aus. Bei den Crocidurinae beträgt diese Steigerung bei 5°C bereits das 1,9-2,1 fache, bei den Soricinae nur das 1,5 fache des Minimalwertes. Im gleichen Temperaturbereich steigert sich der O_2-Puls bei den Crocidurinae auf das 2,4-2,5 fache und bei den Soricinae auf das 1,5 fache. Dies bedeutet, daß bei den Crocidurinae der erhöhte O_2-Transport durch eine stärkere Erhöhung des O_2-Pulses erreicht

wird (Tab. 8). Bei den Soricinae steigen Herzfrequenz und O_2-Puls in gleicher Weise an.

Bei den Crocidurinae dauerte die Erregungsausbreitung im Herzen, der variablen Körpertemperatur entsprechend, unterschiedlich lange. Besonders auffallend war dies bei Crocidura russula. Hier verlangsamte sich die Erregungsausbreitung bei fallender Körpertemperatur (40 bis 33°C) zunächst nur gering (normotherm), bei weiterem Temperaturrückgang bis 18°C (lethargisch) erfolgte aber eine erhebliche Dehnung des EKG ohne Veränderung des typischen Ablaufs. Eine ähnliche zeitliche Dehnung des EKG im Torpor bzw. Winterschlaf wurde bereits bei Fledermäusen beschrieben (Michael & Menaker 1963, Balfour 1965, Kulzer 1967).

Die Höhe der Körpertemperatur von Neugeborenen und ihre Fähigkeit zur Wärmeproduktion geben Aufschluß über den Verlauf der Ontogenese der Temperaturregulation. Bei Spitzmäusen liegen darüber nur wenige Daten vor. Layne et al. (1959) geben als Körpertemperatur für neugeborene Cryptotis parva Temperaturen von 31,4-31,9°C an. Die Messungen an Crocidura russula und Neomys fodiens ergaben bei den noch nackten und blinden Neugeborenen (sofort nach Entnahme aus dem Nest bzw. in thermisch neutraler Umgebung, 30°C) Körpertemperaturen zwischen 30,5 und 35°C. Bei beiden Arten wurde wie bei Suncus murinus (Dryden et al. 1974) ein Rückgang des O_2-Verbrauchs in der ersten Lebenswoche registriert.

Eine Umgebungstemperatur von 20°C wirkte sich bei den Jungen beider Arten bereits als Belastung aus; beide zeigten deutliche Unterschiede in ihrer Reaktion: Während die jungen Neomys fodiens erst am 19. Lebenstag mit einer Stoffwechselsteigerung reagierten (sie reichte noch nicht zur Konstanterhaltung der Körpertemperatur aus), stellte sich bei Crocidura russula eine deutliche Steigerung des O_2-Verbrauchs

schon am 2-4 Lebenstag ein. Sie ändert sich aber in den folgenden Tagen in Richtung einer Lethargie. Erst am 21. Lebenstag überwog die homoiotherme Stoffwechselreaktion erneut. Wenn man davon ausgeht, daß die erste regulatorische Steigerung des O_2-Verbrauchs (2-4. Tag) dem lethargischen Zustand schon vorausgeht, so liegt der Schluß nahe, daß die Regulation des Lethargiezustandes eine fortgeschrittene Entwicklung und nicht einen Mangel in der Temperaturregulation darstellt. Dies steht im Gegensatz zur allmählichen Entwicklung der Homoiothermie bei Neomys fodiens und bei Lemmus lemmus (Hissa 1968, Ostbye 1965) die nicht zur Lethargie fähig sind. Auch neugeborene Fledermäuse zeigen eine andere Entwicklung. Die Jungen der Fledermaus Myotis myotis, die sowohl zur Tagesschlaflethargie als auch zum Winterschlaf fähig sind, können zwar schon sehr früh ihren Stoffwechsel steigern, sind aber erst nach dem 16. Lebenstag in der Lage (bei Wegnahme vom Muttertier) ihre Körpertemperatur konstant zu halten (Weigold 1973). Das in der Entwicklung späte Erscheinen des Lethargiezustandes der Crocidurinae kann man als einen Hinweis auf eine stammesgeschichtlich späte Erwerbung betrachten, und es stellt sich die Frage nach dem adaptiven Wert der Lethargie.

In Abb. 45 sind die Verbreitungsgebiete der beiden Unterfamilien im europäisch-nordafrikanischen Bereich sowie im Mittleren Osten dargestellt. Danach übertreffen die Soricinae bei ihrer nördlichen Ausbreitung die Crocidurinae im gesamten europäischen Raum. Sie besiedeln nicht nur gemäßigte, sondern auch subarktische und arktische Gebiete. Die Crocidurinae meiden dagegen die kühlen Zonen. Ihr Schwerpunkt liegt in den Tropen und Subtropen. Ihre im Vergleich zu den Soricinae niedrige und labile Ruhetemperatur spricht ebenfalls für eine tropische Herkunft. In den Versuchen zeigen sie nicht nur eine erstaunliche Hitzetoleranz, ihre Thermische Neutralzone befindet sich bei 30°C, und ihr Basal-

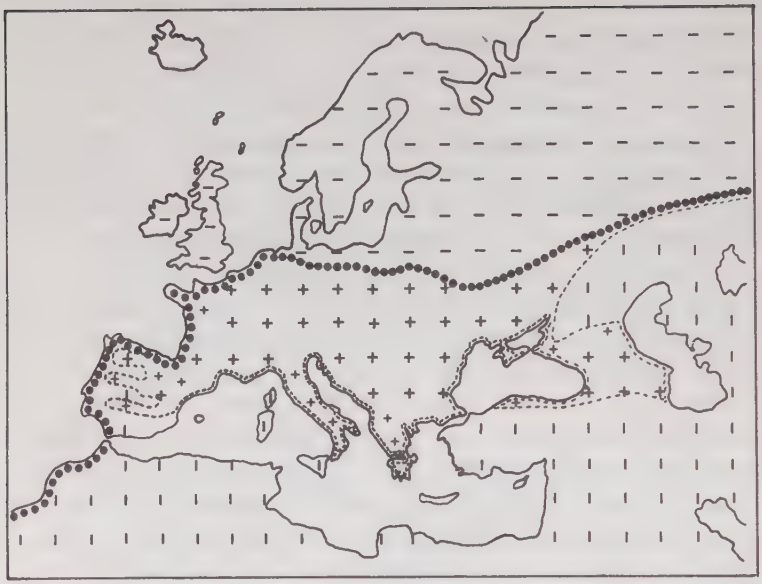

Abb. 45 Verbreitungsgebiet der Crocidurinae (I) und Soricinae (—) nach Hutterer (1979), Van Den Brink (1975) und Ellerman & Morrison Scott (1966).
●●● Nordgrenze der Crocidurinae.
---- Südgrenze der Soricinae.

stoffwechsel liegt für Spitzmäuse extrem niedrig (nur 10-20% über dem Erwartungswert). Die stabileren Klimabedingungen der warmen Gebiete - ganz besonders der Tropen - begünstigen diesen sparsamen Energiehaushalt. Eine Reihe kleiner bis mittelgroßer tropischer - subtropischer Säugetiere zeigt ähnliche thermoregulatorische Merkmale (Hildwein 1972, Müller 1975, 1979, Müller & Kulzer 1977). Auch ihre Fähigkeit zur

Wärmebildung bei geringem Kältestress ist vergleichbar. Die Crocidurinae steigern ihren Stoffwechsel bei 5°C Umgebungstemperatur auf etwa das 4 fache des Minimalwertes.
Eine zweite Strategie verfolgen die Spitzmäuse wenn sie in Lethargie verfallen. Die labile Körpertemperatur ermöglicht eine beträchtliche Senkung, noch über den täglichen Körpertemperaturgang hinaus (bis 18°C). Auch hier zeigt sich als Ziel die Energieeinsparung, besonders bei Nahrungsknappheit. Lethargie ist jedoch nur im Bereich von 10-25°C Umgebungstemperatur - also im gemäßigten Temperaturbereich - möglich und keinesfalls dem Winterschlaf gleichzusetzen. Die nördliche Verbreitungsgrenze der Crocidurinae zeigt, daß sie trotz der Fähigkeit zur Lethargie mit ihren thermoregulatorischen Möglichkeiten den Kältebedingungen der subarktischen und arktischen Gebiete offenbar nicht gewachsen sind.

Im Gegensatz dazu erstreckt sich das Verbreitungsgebiet der Soricinae bis weit über den Polarkreis hinaus nach Norden. Die Untersuchungen haben gezeigt, daß zwei der europäischen Arten sehr hohe, stabile Körpertemperaturen besitzen, daß ihre Thermische Neutralzone sich in den niedrigen Temperaturbereich ausdehnt (bis 20°C) und daß beide einen sehr hohen Basalstoffwechsel unterhalten (bis 230% über dem Erwartungswert). Mit dieser thermoregulatorischen Strategie überleben sie auch extreme Temperaturbedingungen. Sie stehen dafür unter einem großen energetischen Stress, vergleichbar dem der Lemminge (Hart 1955) der Schneemäuse (Bienkowski & Marszalek) der Wiesel (Iversen 1972, Casey & Casey 1979). Auch diese Tiere zeigen ähnliches energetisches Verhalten (hohe Körpertemperatur, hoher Basalstoffwechsel, ständiger Nahrungserwerb und tiefe Thermische Neutralzone). Eine Alternative zu den beiden Strategien der Crocidurinae und Soricinae wäre der Winterschlaf; diesen Weg haben die Spitzmäuse jedoch noch nicht eingeschlagen.

E) Zusammenfassung

1) Die 3 Arten der Crocidurinae zeigen bereits im normothermen Bereich (32-37°C) eine große Variationsbreite der Körpertemperatur. Diese beträgt durchschnittlich 34,5°C (Crocidura russula), 34,2°C (Crocidura leucodon), 34,8°C (Crocidura suaveolens).

2) Zwischen 10-25°C Umgebungstemperatur treten bei Nahrungsmangel Lethargiezustände auf; dabei sinken die Körpertemperaturen bis auf 17,9°C (Crocidura russula), 18,6°C (Crocidura leucodon), 21,6°C (Crocidura suaveolens).

3) Die Körpertemperatur der untersuchten Soricinae ist weniger variabel; sie beträgt durchschnittlich 37,3°C (Neomys fodiens) und 38,3°C (Sorex araneus).

4) Die Thermische Neutralzone der Crocidurinae liegt in dem Bereich um 30°C. Der Minimalstoffwechsel beträgt 2,45 ml O_2/gh (Crocidura russula), 2,55 ml O_2/gh (Crocidura leucodon), 2,81 ml O_2/gh (Crocidura suaveolens). Die Werte liegen 10-25% über dem gewichtsspezifischen Erwartungswert. In der Lethargie ist der Stoffwechsel (bei 20°C Umgebungstemperatur) um 70-80% reduziert.

5) Die Thermische Neutralzone liegt bei Sorex araneus in dem Bereich um 20°C. Neomys fodiens besitzt eine extrem breite Thermische Neutralzone (35-20°C). Der Minimalstoffwechsel liegt um 228% (7,43 ml O_2/gh) bzw. um 69% (3,22 ml O_2/gh) über dem gewichtsspezifischen Erwartungswert.

6) Die durchschnittliche minimale Herzfrequenz beträgt 443/min (Crocidura russula), 302/min (Crocidura leucodon), 371/min (Crocidura suaveolens). Diese Werte liegen zwischen 5 und 33% unter dem gewichtsspezifischen Erwartungswert.

7) In der Lethargie sinkt die Herzfrequenz auf durchschnittlich 147/min (Crocidura russula) und 165/min (Crocidura suaveolens); die tiefste Herzfrequenz betrug 60/min (Crocidura leucodon). Neomys fodiens übertrifft den Erwartungswert mit 422/min um 5% und Sorex araneus mit 627/min um 25%.

8) Das EKG der Spitzmäuse entspricht in allen Bereichen dem normalen Säugetier-EKG. Während der Lethargie (Crocidurinae) wird das EKG (je nach Art unterschiedlich) ohne Änderung der Grundform, zeitlich gedehnt.

9) Die Körpertemperatur der Jungtiere (Crocidura russula, Neomys fodiens) liegt in den ersten 21 bzw. 16 Lebenstagen bei 30°C Umgebungstemperatur zwischen 30,5-35°C. Danach stellt sich das Temperaturniveau der adulten Tiere ein.

10) Bei 20°C Umgebungstemperatur entwickelt Crocidura russula schon am 4. Lebenstag eine effektive homoiotherme Stoffwechselreaktion. Erst danach bildet sich die Fähigkeit zur Lethargie aus. Neomys fodiens zeigt dagegen eine kontinuierliche Entwicklung zur Homoiothermie.

11) Das niedere Niveau der Körpertemperatur und des Stoffwechsels, sowie die niedrige Herzfrequenz und die Fähigkeit zur Lethargie werden bei den Crocidurinae als Anpassung an relativ warme Habitate interpretiert. Die hohe Körpertemperatur, der entsprechend intensive Stoffwechsel und die hohe Herzfrequenz der Soricinae werden dagegen als Anpassungen an relativ kalte Lebensräume gedeutet.

Summary

1) The 3 European species of Crocidurinae show (even in the range of normothermia 32-37°C) a great variation of body temperature. The average amounts to 34,5°C (Crocidura russula), 34,2°C (Crocidura leucodon), 34,8°C (Crocidura suaveolens).

2) Within the ambient temperature range of 10-25°C (during food shortage) there often appears a lethargic state (torpor), during which the body temperature drops to 17,9°C (Crocidura russula), 18,6°C (Crocidura leucodon), 21,6°C (Crocidura suaveolens).

3) Body temperature of the examined Soricinae is less variable; the average value amounting to 37,3°C (Neomys fodiens) and 38,3°C (Sorex araneus).

4) The thermal neutral zone of the Crocidurinae is situated in the range of 30°C. The basal metabolic rates are 2,45 ml O_2/gh (Crocidura russula), 2,55 ml O_2/gh (Crocidura leucodon), 2,81 ml O_2/gh (Crocidura suaveolens). These values are 10-20% above the values to be expected by body mass. During torpor the metabolism is reduced by approximately 70-80%.

5) Neomys fodiens shows an extremely wide thermal neutral zone between 35-20°C, whereas that of Sorex araneus is located at about 20°C. The basal metabolic rates are 69% (3,22 ml O_2/gh) respectively 228% (7,43 ml O_2/gh) above the predicted value.

6) The mean basal heart rate amounts to 443 beats/min (Crocidura russula), 302/min (Crocidura leucodon), 371/min (Crocidura suaveolens). These values are 5-33% below the expected value.

7) During torpor the heart rate drops to an average of 147 beats/min in Crocidura russula and 165/min in Crocidura suaveolens. The lowest value is 60/min in Crocidura leucodon. The values of Neomys fodiens and Sorex araneus are 5% (422/min) respectively 25% (627/min) above the predicted value.

8) The electrocardiogram (ECG) of the shrews corresponds to the normal mammalian ECG. During torpor (Crocidurinae) the ECG is temporaly lengthened (for each species in a different way) without changing the basic form.

9) Body temperature in the first 21 respectively 16 days of life (Crocidura russula, Neomys fodiens) varies from 30,5-35°C (ambient temperature 30°C). Afterwards, body temperature increases to the level of the adults.

10) Already on the 4th day of life, the young of Crocidura russula, at an ambient temperature of 20°C, show an effective homoiothermic reaction. Afterwards they develop the ability for torpor. In spite of this, Neomys fodiens shows a continuous development of homoiothermy.

11) The low level of body temperature and metabolic rate, combined with the low heart rate and the ability for torpor were interpreted as an adaptation to relatively warm habitats. The high body temperature and the corresponding intensive metabolic rate and heart rate of Soricinae are indicated as an adaptation to relatively cold environments.

F) Literatur

Aschoff, J. Kramer, K.: "Energiestoffwechsel" in Physiologie des Menschen, Band 2: Energiehaushalt und Temperaturregulation, S. 1-42. Verlag Urban und Schwarzenberg 1971.

Balakrishnan, M. Ambikatmajan Nair, G.N. Alexander K.M.: A studie of some aspects of the physiology of the Indian musk shrew Suncus murinus viridescens. J. Anim. Morphol. Physiol. Band 21, Heft 2, 1974, S. 98-106.

Balfour, R.I.: Carbohydrate metabolism in the heart of a hibernator. Master's Thesis, Temple University 1965, Philadelphia, Pennsylvania.

Bartels, H. Bartels, R. Baumann, R. Fons, R. Jürgens, K.D. Wright, P.: Blood oxygen transport and organ weights of two shrew species. Amer. J. Physiol. Band 236, Heft 3, 1979, S. 221-224.

Bartholomew, G.A. Tucker, V.A.: Control of changes in body temperature, metabolism, and circulation by the agonid lizard, Amphibolurus barbatus. Physiol. Zool. Band 36, 1963, S. 199-218.

Bienkowski, P. Marszalek, U.: Metabolism and energy budget in the snow vole Microtus nivalis. Acta Theriol. Band 19, 1974, S. 55-67.

Buckner, C.H.: Metabolism, food capacity and feeding behaviour in four species of shrews. Canad. J. Zool. Band 42, 1964, S. 259-279.

Casey, T.M. Casey K.K.: Thermoregulation of arctic weasels. Physiol. Zool. Band 52, Heft 2, 1979, S. 153-164.

Depocas, F. Hart, J.S. Heroux, O.: Use of the Pauling oxygen analyzer for measurement of oxygen consumption in open circuit systems and in a short - lag, closed - circuit apparatus. J. Appl. Physiol. Band 10, 1957, S. 388-392.

Doremus, H.: Heart rate, temperature and respiration rate of the short-tailed shrew in captivity. J. Mammalogy Band 46, Heft 3, 1965, S. 424-425.

Dryden, G.L. Gossrau, R. Dale, H.E.: The electrocardiogram and impulse conducting system of the Asian musk shrew. Pflügers Archiv, Band 323, 1971 S. 173-181.

Dryden, G.L. Gebczynski, M. Douglas, E.L.: Oxygen consumption by nursling and adult musk shrews. Acta Theriol. Band 19, Heft 30, 1974, S. 453-461.

Ellerman, J.R. Morrison Scott, T.C.S.: Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758-1946. Trustees of the British Museum (Natural History), second edition, London 1966.

Fons, R. Sicart, R.: Contribution à la conaissance du métabolisme énergetique chez deux Crocidurinae. Mammalia, Band 40, Heft 2, 1976, S. 299-311.

Frey,H.: La temperature corporelle de Suncus etruscus au cours de l'activité, du repos normothermique et de la torpeur. Revue Suisse Zool. Band 86, Heft 3, 1979, S. 653-662.

Frey, H. Vogel, P.: Etude de la torpeur chez Suncus etruscus en captivité. Revue Suisse Zool. Band 86, Heft 1, 1979, S. 23-36.

Gebczynski, M.: Seasonal and age changes in the metabolism and activity of Sorex araneus. Acta Theriol. Band 10, 1965, S. 303-331.

Gebczynski, M.: Oxygen consumption in starving shrews. Acta Theriol. Band 16, 1971 a, S. 288-292.

Gebczynski, M.: The rate of metabolism of the lesser shrew. Acta Theriol. Band 16, 1971, S. 329-339.

Gebczynski, M.: Body temperature in five species of shrews. Acta Theriol. Band 22, Heft 35, 1977, S. 521-530.

Gebczynska, Z. Gebczynski, M.: Oxygen consumption in two species of water shrews. Acta Theriol. Band 10, 1965, S. 203-214.

Hart, J.S. Heroux, O.: Exercise and temperature regulation in lemmings and rabbits. Can. J. Biochem. Physiol. Band 33, 1955, S. 428-435.

Hasler, M.J. Nalbandov, A.: Body and peritesticular temperatures of the musk shrew. J. Reprod. Fertility, Band 36, 1974, S. 397-399.

Hawkins, A.E. Jewell, P.A. Tomlinson, G.: The metabolism of some British shrews. Proceed. Zool. Soc. London, Band 135, 1960, S. 99-103.

Herreid, C.F. Kessel, B.: The thermal conductance in birds and mammals. Comp. Biochem. Physiol. Band 21, 1967, S. 405-414.

Hildwein, G.: Métabolisme énergetique de quelques mammifères et oiseaux de la foret équatoriale. Arch. Scie. Physiol. Band 26, 1972, S. 387-400.

Hissa, R.: Postnatal development of thermoregulation in the Norwegium lemming and the golden hamster. Ann. Zool. Fenn. Band 5, 1968, S. 345-383.

Hunkeler, C. Hunkeler, P.: Besoin énergetique de quelques Crocidures de Cote d'Ivoire. Terre et la vie, Band 217, Heft 3, 1970, S. 449-456.

Hutterer, R.: Verbreitung und Systematik von Sorex minutus Linnaeus 1766 (Insectivora;Soricinae) im Nepal-Himalaya und angrenzenden Gebieten. Z. Säugetierkunde, Band 44, Heft 2, 1979, S. 65-80.

Iverson, G.: Basal energy metabolism of mustelids. J. Comp. Physiol. Band 81, 1972, S. 341-344.

Kendeigh, C.: Body temperatures of small mammals. J. Mammalogy, Band 25, 1944, S. 86-87.

Kleiber, M.: Der Energiehaushalt von Mensch und Haustier. Verlag Paul Parey Hamburg, Berlin 1967.

Kulzer, E.: Die Herztätigkeit bei lethargischen und winterschlafenden Fledermäusen. Z. Vergl. Physiol. Band 56, 1967, S. 63-94.

Kusnetzov,V.J.: On ecology of Crocidura suaveolens Pallas and Diplomesodon pulchellum in the Karakum desert. Theriology, Band I, 1972, S. 266-276.

Layne, J.N. Redmond J.R.: Body temperature of the least shrew. Säugetierkundl. Mitteil. Band 7, 1959, S. 169-172.

Martinsen,D.L.: Energetics and activity patterns of short-tailed shrews (Blarina) on restricted diets. Ecology, Band 50, 1969, S. 505-510.

Michael, G.R. Menaker, M.: The effect of temperature on the isolated heart of the bat Myotis lucifugus. J. Cell. Comp. Physiol. Band 62, 1963, S. 355-358.

Morrison, P.R.: Oxygen consumption in several small wild mammals. J. Cell. Physiol. Band 31, 1948, S. 69-96.

Morrison, P.R. Pearson, O.P.: The metabolism of a very small mammal. Science, Band 104, 1946, S. 287.

Morrison, P.R. Ryser, F.A.: Weight and body temperature in mammals. Science, Band 116, 1952, S. 231-232.

Morrison, P.R. Ryser, F.A. Dawe, A.R. Physiological observations on a small shrew. Federations Proceedings, Band 12, 1953, S. 100-101.

Morrison, P.R. Tietz, W.J.: Cooling and thermal conductivity in three small Alaskan mammals. J. Mammalogy, Band 38, 1957, S. 78-86.

Morrison, P.R. Ryser, F.A. Dawe, A.R.: Studies on the physiology of the masked shrew Sorex cinereus. Physiol. Zool. Band 32, 1959, S. 256-271.

Müller, E.: Temperature regulation in the slow loris (Nycticebus coucang). Naturwissenschaften, Band 62, 1975, S. 140-141.

Müller, E.: Energy metabolism, thermoregulation and water budget in the slow loris (Nycticebus coucang). Comp. Biochem. Physiol. Band 64 A, 1979, S. 109-119.

Müller, E. Kulzer, E.: Body temperature and oxygen uptake in the Kinkajou (Potos flavus, Schreber), a nocturnal tropical carnivore. Arch. Int. Physiol. Biochem. Band 86, 1977, S. 153-163.

Nagel, A.: Torpor in the European white-toothed shrews. Experientia, Band 33, 1977, S. 1455-1456.

Neal, C.M. Lustick, S.J.: Energetics and evaporative water loss in the short-tailed shrew. Physiol. Zool. Band 47, 1974, S. 180-185.

Östbye, E.: Development of thermoregulation in relation to age and growth in the norwegian lemming. Nytt. Mag. Zool. Band 12, 1965, S. 65-75.

Pearson, O.P.: The rate of metabolism of some small mammals. Ecology, Band 28, 1947, S. 127-145.

Pearson, O.P.: Metabolism of small mammals. Science, Band 108, 1948, S. 44.

Pfeiffer, C.J. Gass, G.H.: Oxygen consumption in the small short-tailed shrew Cryptotis parva. Trans. Illinois Acad. Scie. Band 55, 1962, S. 130-132.

Platt, W.J.: Metabolic rates of short-tailed shrews. Physiol. Zool. Band 47, 1974, S. 75-90.

Pucek, Z.: Seasonal and age changes in shrews as an adaptive process. Symp. Zool. Soc. London, Band 26, 1970, S. 189-207.

Stahl, W.R.: Organ weights in primates and other mammals. Science, Band 150, 1965, S. 1039-1042.

Van den Brink, F.H.: Die Säugetiere Europas westlich des 30. Längengrades. Verlag Paul Parey, Hamburg, Berlin 1975.

Vogel, P.: Vergleichende Untersuchung zum Ontogenesemodus einheimischer Soricidae. Revue Suisse Zool. Band 79, Heft 4, 1972, S. 1201-1332.

Vogel, P.: Kälteresistenz und reversible Hypothermie der Etruskerspitzmaus Suncus etruscus. Z. Säugetierkunde, Band 39, 1974, S. 78.

Vogel, P.: Energy consumption of European and African shrews. Acta Theriol. Band 21, Heft 13, 1976, S. 195-206.

Wahlström, A.: Beiträge zur Biologie von Crocidura leucodon. Z. Säugetierkunde, Band 4, 1929, S. 157-185.

Wang, L.C. Hudson, J.W.: Temperature regulation in normothermic and hibernating eastern chipmunk Tamias striatus. Comp. Biochem. Physiol. Band 38 A, 1971, S. 59-90.

Weibel, E.R. Burri, P.H. Claasen, H.: The gas exchange apparatus of the smallest mammal Suncus etruscus. Experientia, Band 27, 1971, S. 724.

Weigold, H.: Jugendentwicklung der Temperaturregulation bei der Mausohrfledermaus Myotis myotis (Borkhausen 1797). Jour. Comp. Physiol. Band 85, 1973, S. 169-212.

Lebenslauf

Name:	Nagel
Vorname:	Alfred
Geburtstag:	1.2.1951
Geburtsort:	Stuttgart
Eltern:	Otto Nagel; Anni Nagel geb. Buck
Wohnort:	74 Tübingen Katharinenstr. 15
Schulausbildung:	1957-1958 Wagenburgschule I in Stuttgart 1958-1962 Volksschule Hildrizhausen 1962-1964 Goldberggymnasium Sindelfingen 1964-1966 Progymnasium Böblingen 1966-1970 Albert Einsteingymnasium Böblingen Abitur am 5.6. 1970
Studium:	Vom WS 1970 bis WS 1976 an der Eberhard-Karls-Universität Tübingen das Fach Biologie. Diplomprüfung am 26.10.1976.
Anstellung:	Vom 1.2.1977 bis 31.3.1978 an der Universität Stuttgart als wissenschaftlicher Angestellter.
Promotion:	"Sauerstoffverbrauch, Temperaturregulation und Herzfrequenz der europäischen Spitzmäuse (Soricidae, Mammalia). (Crocidura russula HERMANN 1780, Crocidura leucodon HERMANN 1780, Crocidura suaveolens PALLAS 1811, Neomys fodiens PENNANT 1771, Sorex araneus LINNAEUS 1758)" vom SS 1978 bis SS 1980 im Institut für Biologie III, Lehrstuhl Zoophysiologie, Abteilung Physiologische Ökologie, unter Anleitung von Prof. Dr. E. Kulzer.

Meine akademischen Lehrer waren:

Prof. Dr. D. Ammermann
Prof. Dr. J. Arndt
Prof. Dr. W. Bayh
Dr. D. Bunke
Dr. G. Dähn
Prof. Dr. Frhr. W. v. Engelhardt
Prof. Dr. J. Guglielmi
Prof. Dr. W.P. Haberlandt
Prof. Dr. W. Harder
Prof. Dr. D. Herm
Prof. Dr. E. Kallee
Prof. Dr. W. Kretschmar
Prof. Dr. H. Krüger
Prof. Dr. E. Kulzer
Prof. Dr. W. Lodemann
Prof. Dr. J. Loeschke
Prof. Dr. K. Mägdefrau
Dr. G. Mickoleit
Prof. Dr. F.P. Möhres
Prof. Dr. K. Möricke
Prof. Dr. E. Müller
Prof. Dr. J. Neugebauer
Prof. Dr. G. Neuweiler
Prof. Dr. H. Pichler
Dr. H. Probst
Dr. W. Rähle
Dr. W.E. Reiff
Prof. Dr. A. Rieker
Prof. Dr. H. Ritter
Prof. Dr. W. Rüdorf
Prof. Dr. J. Schmitt
Prof. Dr. R. Schönenberg
Prof. Dr. V. Schwartz
Prof. Dr. B. Schwemmle
Prof. Dr. H. Seiler
Prof. Dr. W. Weiskirchner
Prof. Dr. G. Weitzel
Prof. Dr. J. Wendt
Prof. Dr. U. Weser
Prof. Dr. F. Westphal
Prof. Dr. S. Winkler
Prof. Dr. H. Zähner